АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК (211—17) 581.526.53 (571.511)

Н. В. Матвеева, Ю. И. Чернов

ПОЛЯРНЫЕ ПУСТЫНИ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

N. V. MATVEYEVA, YU. I. CHERNOV. POLAR DESERTS OF TAIMYR PENINSULA

Дается характеристика природных условий, состава флоры и фауны, вертикальной и горизонтальной структур сообществ на самой северной точке Евразии — мысе Челюскин. По сравнению с тундровой зоной отмечены резкое обеднение флоры и фауны во всех группах: особенно цветковых, птиц и млекопитающих, а также смена доминантов в растительном покрове и в животном населении. Основными чертами сообществ являются сильная разреженность покрова, разорванность и изолированность растительной дернины; замедленность процессов разложения, отсутствие торфонакопления; сосредоточенность жизни в узкой пленке у поверхности грунта; тенденция к уменьшению размеров особей животных и растений, замена крупных видов на более мелкие; образование подушечных форм у растений, особенно у мхов и лишайников. Характерной особенностью является также отсутствие интразональных группировок, особенно разнотравно-злаковых луговин. На основании полученных данных Челюскинский район относится к зоне полярных пустынь, южная граница которой на Таймыре проходит, по-видимому, на широте 77°.

Общая характеристика района исследования

Полуостров Таймыр простирается далеко на север; на нем находится самая северная точка материка на нашей планете — мыс Челюскин (77° 43′ с. ш.). Наиболее северная часть Таймыра — полуостров Челюскин — глубоко вдается в море, его морские границы в несколько раз превосходят сухопутные, поэтому положение его приближается к островному. Не удивительно, что по климатическим показателям этот район ближе к островам Ледовитого океана, чем к материковой части Таймыра.

Климатические условия в районе мыса Челюскин чрезвычайно суровы. Вегетационный период сокращается здесь до 2 месяцев. Только июль и август имеют положительную (1.5, 0.8°) среднемесячную температуру (рис. 1), но и в это время бывают дни с отрицательными среднесуточными температурами, особенно во второй половине августа. Среднегодовая влажность воздуха 87%, в летние месяцы — 90—94%. Преобладает облачная погода, летом очень часты туманы. Сумма осадков за год — 200 мм. Снег лежит до первой декады июля и успевает полностью стаивать за лето. Снежники сохраняются лишь изредка, под обрывами в долинах рек. Устанавливается снежный покров во второй половине сентября, реже в первой. Средняя глубина оттаивания мерзлоты — 40 см. Оттаивание почвы начинается в начале июля и достигает максимума в начале августа.

Среднесуточная температура поверхности почвы выше, чем воздуха, на 1—2°; только в случае резкого ее подъема в течение 1—2 суток почва не успевает прогреться и температура на поверхности может быть равной или даже ниже температуры воздуха. Микроклиматические наблюдения за суточным ходом температуры показали, что она повышается в дневное время и падает ночью (рис. 2). В почве суточный ход температуры на глубине 20 см почти сглажен, он несколько более отчетлив в верхних горизонтах: разница между дневными и ночными температурами на глубине 2 см составляет 3—3.5° и всего 1—1.5° — на глубине 20 см. Моховой

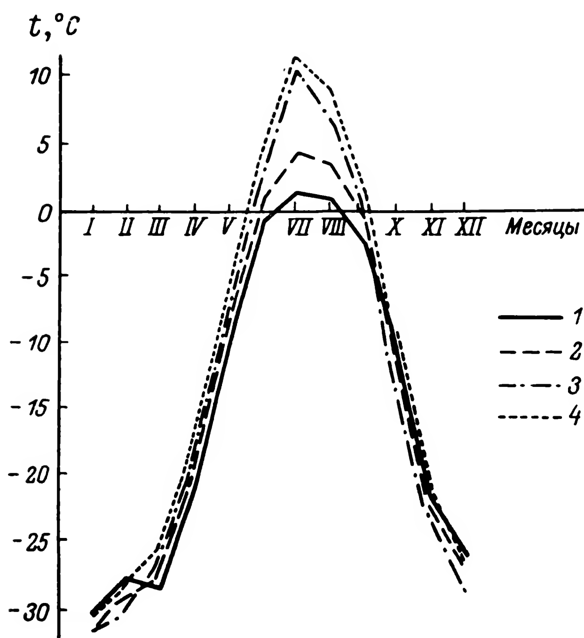


Рис. 1. Среднемесячная температура воздуха.

1 — зона полярных пустынь (мыс Челюскин), 2 — подзона арктических тундр (бухта Марии Прончищевой), 3 — подзона типичных тундр (Тарея), 4 — подзона кустарниковых тундр (Кресты).

покров слабо влияет на суточные колебания температур, поскольку здесь развиты лишь изолированные дернинки мхов, приуроченные к трещинам. Ширина моховых полос или диаметр подушек не превышает 10 см. Они имеют пирамидообразную форму, объем их резко уменьшается книзу. Температура в верхних горизонтах почвы на 1.5—2° выше таковой воздуха днем и на 0.5° ночью. Таким образом, жизнедеятельность корней цветковых растений, почвенных беспозвоночных, микроорганизмов, которые сосредоточены в самых верхних горизонтах, проходит при температуре 2—4°.

Влажность почвы в летние месяцы колеблется в пределах 15—20%. Она незначительно (на 5—7%) меняется под воздействием дождя, тумана, замерзания почвы. Сильнее колеблется влажность почвы на участках с большей задерненностью, где она в целом выше на 10% по сравнению со слабозадернованными участками.

Район наших исследований расположен в окрестностях полярной станции мыса Челюскин. Стационарные участки заложены на пологом увале между долиной р. Кунар и морским побережьем. Рельеф здесь представлен грядами выходов коренных пород, высота которых не превышает 10 м над ур. м., чередующимися с вогнутыми участками четвертичных отложений, вытянутых в меридиональном направлении в виде полос шириной 10—30 м. Перепад высот между выпуклыми и вогнутыми участками очень незначителен и постепенен. Наиболее многочисленны крупно- и мелкообломочные выходы глинистых и известковистых алевролитов. В результате морозного выдавливания обломки 0.6—0.8 м в длину выступают вертикально. Более редки развалы кварцевых жил, имеющие обычно округлую форму диаметром до 10 м. Имеются выходы доломитов в виде узких гряд.

В местах выходов коренных пород почва отсутствует; мелкозем накапливается лишь под подушками лишайников и мхов, поселяющихся в расселинах между камней. Почвообразующими породами являются четвертичные морские отложения, представленные средними, реже тяжелыми суглинками. Почвенные горизонты, как правило, не выражены, отмечаются лишь изменения во влажности (нижние слои обычно более влажные), а также в содержании щебня и его размеров (книзу его количество увеличивается). В редких случаях отмечены следы оглеения. Прокрашивание гумусом имеется лишь в почвах, развивающихся на выходах доломитов. Поскольку растительность не образует сомкнутого покрова, большая часть грунта вообще не затронута почвообразовательными процессами. Торфообразование практически отсутствует; только там, где имеется сетчатообразный растительный покров — в трещинах под моховой дерниной, иногда накапливается слаборазложившийся торф. Под изолированными подушками мхов торфа нет. Разложение идет крайне

медленно, встречаются подушки *Rhacomitrium lanuginosum*, имеющие возраст более 100 лет, в нижней части которых хорошо сохранились веточки и листья. Количество корней, даже у поверхности, очень мало, в глубину (до 10—15 см) проникают лишь единичные корни. Ежегодный прирост надземной массы цветковых растений, по нашим данным, составляет всего 3—5 г/м². Мхи и лишайники отличаются еще более медленным ростом, к тому же у них почти не происходит отторжения биомассы: они очень долго сохраняются в живом состоянии. Основная масса почвенной фауны сосредоточена в верхнем 2—3-сантиметровом слое. Лишь нематоды проникают до 10 см.

Причинами слабого процесса почвообразования надо считать отсутствие сплошного сомкнутого (а часто даже прерывисто-сетчатообразного) растительного покрова, низкую продуктивность растений, медленное отторжение биомассы, растянутость жизненных циклов и низкую интенсивность жизнедеятельности почвенных беспозвоночных, замедленность процессов разложения, краткость вегетационного периода, незначительную глубину оттаивания грунта, низкие температуры, отрицательно влияющие на жизнедеятельность всех организмов.

Характернейшей особенностью является повсеместное полигональное растрескивание грунтов на правильные пяти-шестиугольники. Слабо нарушаемые растительностью, они часто имеют несглаженные углы и вертикальные стенки трещин. Диаметр полигонов в среднем 0.5, реже — 0.8—1.0 м. Отмечается и вторичное растрескивание на неправильные полигоны меньшего диаметра (0.10—0.15 м). В результате морозной сортировки мелкий щебень выпирается на поверхность полигонов и в виде плоских пластин покрывает их более чем на 50%. Трещины очень часто забиты таким щебнем, практически без примеси мелкозема, причем пластинки щебня ориентированы вертикально.

Состав флоры и фауны и роль различных видов в сложении сообществ

Флора района крайне обеднена. Отмечено 46 видов цветковых,[1] принадлежащих к 12 семействам и 22 родам. 5 ведущих семейств (*Saxifragaceae* — 10 видов, *Gramineae* — 10, *Cruciferae* — 6, *Caryophyllaceae* — 5, *Ranunculaceae* — 3) включают 3/4 видов. Остальные 7 семейств представлены 1—2 видами. Флора состоит исключительно из арктических и арктоальпийских видов преимущественно с циркумполярным распространением. В сложении растительного покрова цветковые играют очень незначительную роль, никогда не выступая в качестве доминантов и очень редко как содоминанты. Более половины флоры представлено редко встречающимися особями, несколько большее обилие отмечается на южных скло-

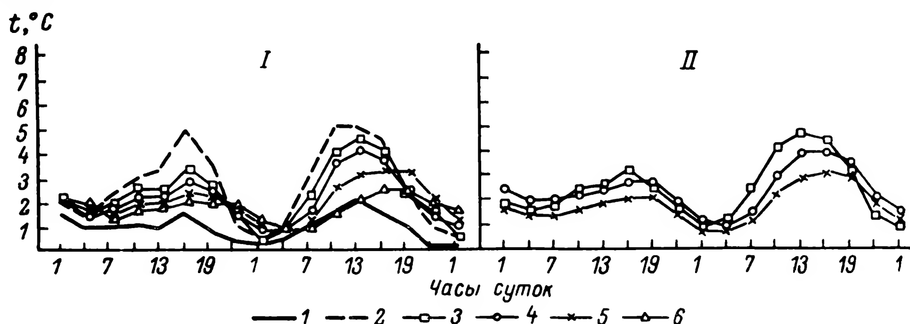


Рис. 2. Суточный ход температуры (мыс Челюскин, июль 1974).

1 — воздух, 2 — поверхность почвы, 3 — на глубине 2 см, 4 — на глубине 5 см, 5 — на глубине 10 см, 6 — на глубине 20 см. I — голый грунт, II — моховая дернина в трещине.

---

[1] Данные о флоре цветковых основываются на наших сборах, сборах И. Н. Сафроновой (1973 г.) и некоторых других коллекторов (гербарий находится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова в Ленинграде).

нах долин ручьев. На водоразделах только около 10 видов входят в состав растительных сообществ; по фитоценотической значимости (покрытию, обилию, встречаемости) на первом месте стоят представители семейств *Gramineae* (*Phippsia algida*, *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus*), затем *Caryophyllaceae* (*Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*) и *Saxifragaceae* (*Saxifraga oppositifolia*, *S. cernua*, *S. foliolosa*). Из других видов более или менее заметной встречаемостью отличаются *Draba subcapitata*, *D. oblongata*, *Papaver radicatum*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga caespitosa*, *S. rivularis*, *Eritrichium villosum*.

В местной флоре отсутствует целый ряд семейств, в том числе играющих значительную роль на протяжении всей тундровой зоны. Так, полностью отсутствуют представители семейств *Cyperaceae*, *Compositae*, *Scrophulariaceae*, *Leguminosae*; только одним видом представлено семейство *Salicaceae*, причем *Salix polaris* встречается единично. То же наблюдается среди мхов и лишайников; основные доминанты тундровых районов, включая и подзону арктических тундр (*Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium alaskanum*, *Ptilidium ciliare*), здесь сдают свои позиции. *T. nitens* и *H. alaskanum* встречаются как незначительные примеси, *P. ciliare* отсутствует. Сохраняет активность лишь *Aulacomnium turgidum*: в более влажных местах он может доминировать. Ведущее положение в сложении растительных сообществ занимают виды, которые во всей тундровой зоне на Таймыре имеют подчиненное значение и встречаются лишь как примеси. Это *Orthothecium chryseum*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Bryum tortifolium*, *Drepanocladus revolvens*. Почти нет водных и болотных мхов, отсутствуют сфагны. Но, несмотря на флористическое обеднение, мхи сохраняют ведущее положение в сложении растительного покрова.

Роль лишайников по сравнению с более южными районами значительно возрастает. По фитоценотической роли они лишь немного уступают мхам; в отдельных же сообществах лишайники доминируют. Наиболее активны виды рода *Cetraria*, такие как *C. delisei*, *C. ericetorum*, *C. laevigata*, *C. cucullata*. Они часто образуют почти чистые дернинки-подушки, прикрепляясь к субстрату и формируя бордюры вдоль трещин. Частой встречаемостью отличаются *Thamnolia vermicularis* s. l. (иногда даже формируются сообщества с доминированием этого вида), *Stereocaulon rivulorum*, *Dactylina ramulosa*, *Psoroma hypnorum*, *Sphaerophorus globosus*, *Parmelia omphalodes*. В то же время видовое разнообразие лишайников невысоко: в одном сообществе насчитывается от 7 до 20 видов (в подзоне типичных тундр до 30—40 видов). Практически отсутствуют кустистые лишайники рода *Cladonia*, редки листоватые лишайники родов *Nephroma*, *Peltigera*. В отличие от полярных пустынь Земли Франца-Иосифа (Александрова, 1969) на мысе Челюскин довольно незначительную роль играют накипные лишайники родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*. Лишь *Toninia lobulata* довольно часто встречается на голом грунте. Темные слизистые лишайники с сине-зеленым фикобионтом (из семейств *Collemataceae* и *Pannariaceae*) образуют малозаметные на первый взгляд тонкие корочки, напоминающие по внешнему виду водоросли. Иногда покрытие почвы такими корочками весьма значительно (до 40%). Во влажных участках, на местах долгого лежания снега на грунтах с более легким механическим составом обильно развиваются почвенные водоросли. Они покрывают почву тонкой корочкой, которая на некоторое время в летний период может пересыхать. Верхние слои в таких местах, особенно с песчаным и супесчаным грунтом, прокрашены в зеленый цвет.

Одна из важнейших особенностей структуры растительного покрова — склонность большинства видов к образованию подушечных форм, что наблюдается здесь не только у цветковых, но и у мхов и лишайников. Для цветковых очень характерно также сильное уменьшение размеров. Так, у *Saxifraga cernua*, *S. oppositifolia*, *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Draba oblongata*, *Eritrichium villosum* диаметр подушек не превышает 5, толщина — 2—5 см. Часто цветоносы практически не высту-

пают над поверхностью подушек. Образование почти шаровидных подушек диаметром 10, иногда 20 и высотой 5—10 см отмечено для таких мхов, как *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*, *Rhacomitrium lanuginosum*; мелкие подушки (*d*=3—4 см) образуют *Bryum tortifolium*, *Andreaea rupestris*. Даже такие «шпалерные» мхи, как *Orthothecium chryseum*, образуют плотные дернинки в виде холмика высотой до 5 см в центре. Наиболее ярко выраженные подушкообразователи среди лишайников — *Cetraria ericetorum* и *C. delisei*. Они формируют полусферические подушки диаметром 10—15 и высотой 5—10 см, которые почти не прикреплены к грунту и легко отделяются при самом незначительном усилии. В центре основания подушек всегда имеется небольшое количество мелкозема, даже в тех случаях, когда они прикрепляются к голому щебню. После достижения некоторого, по-видимому, максимального диаметра (около 15 см) в центре подушки начинается отмирание и на вершине образуется вмятина. Подушки меньших размеров образуют *Stereocaulon rivulorum* (*d*=1—3, *h*=5—6 см), *Psoroma hypnorum* (*d*=1—3, *h*=1—2 см), *Dactylina ramulosa* (*d*=5—6, *h*=4—5 см), *Cetraria tilesii* (*d*=2—3, *h*=1—2 см), *Parmelia omphalodes* (*d*=2—3, *h*=1—2 см). Интересно отметить, что даже *Thamnolia vermicularis* s. l. образует очень плотные и довольно чистые скопления типа плотной дернины.

Подушковидная сферическая форма роста — проявление общебиологического закона экономии поверхности в холодных условиях, который, например, у животных проявляется в уменьшении выступающих частей тела (правило Аллена). Сферическая поверхность — наименьшая из возможных поверхностей; при такой форме основная масса растения спрятана внутри подушки и укрыта от воздействия неблагоприятных внешних условий, там устанавливается более мягкий температурный режим, накапливаются питательные вещества, поселяются почвенные беспозвоночные. Виды, способные образовывать подушки, процветают и имеют лучшую жизненность, что заметно особенно на мхах.

Животный мир мыса Челюскин очень беден. Это особенно ярко видно на примере птиц. В год наших исследований на водоразделе гнездилось всего два вида: морской песочник Calidris maritima и пуночка Plectrophenax nivalis. Если учесть, что пуночка связана с каменными россыпями, побережьем, можно считать, что здесь всего один характерный обитатель зональных сообществ. Кроме этих двух видов, в поселке гнездились белая трясогузка Motacilla alba, а на ближайших птичьих базарах — белая чайка Pagophila eburnea, бургомистр Larus hyperboreus, серебристая чайка L. argentatus, моевка Rissa tridactyla, полярная крачка Sterna paradisea, короткохвостый Stercorarius parasiticus и длиннохвостый S. longicaudus поморники. По косвенным данным в этом районе должны гнездиться песчанка Calidris alba и исландский песочник C. canutus, но мы их не встретили. (В ближайшем исследованном районе арктических тундр, в бухте Марии Прончищевой, мы отметили 35 видов птиц, из которых около 15 — типичные обитатели зональных сообществ. Знаменательно, что морской песочник там не гнездится).

На мысе Челюскин обитают два вида леммингов: сибирский Lemmus sibiricus и копытный Dycrostonyx torquatus; при крайне низкой продуктивности и разреженности растительности их плотность относительно высока. Летом они приурочены к каменным россыпям, а зимой, очевидно, распределены более равномерно, так как используют в качестве гнезд подушки лишайников *Cetraria delisei* и *C. ericetorum*, которые они изгрызают, превращая в труху. Местами они пытаются рыть норы, даже в щебнистом плотном промерзшем грунте, но чаще используют естественные убежища. Лемминги поедают практически все виды местной цветковой флоры: *Saxifraga cernua*, *Cerastium regelii*, *Papaver* spp., *Saxifraga oppositifolia*, *Draba subcapitata*, из злаков предпочитают *Phippsia algida*, менее охотно едят *Deschampsia borealis*.

Своеобразен состав беспозвоночных. Здесь отсутствуют такие важнейшие на протяжении всей тундровой зоны компоненты животного населения

почв, как дождевые черви (Lumbricidae) и комары-долгоножки (Tipulidae). Особенно показательно отсутствие Tipula carinifrons — самого характерного арктического вида типулид (в арктических тундрах его численность особенно высока в оголенных грунтах). Не встречались пауки, жесткокрылые (в арктических тундрах жужелицы, стафилиниды, листоеды еще обычны). Отсутствуют некробионтные двукрылые (в арктических тундрах Таймыра их не менее 10 видов). Не встречались чешуекрылые и перепончатокрылые (ни наездники, ни пилильщики, ни шмели). Крайне малочисленны панцырные клещи (Oribatei), было найдено лишь несколько экземпляров. В тундровой зоне их численность резко снижается по сравнению с лесной полосой, но все же они сохраняются там в числе важных доминантов комплекса микроартропод. (Возможно, что представители некоторых из этих групп обитают в исследованном районе и их отсутствие в наших сборах объясняется очень суровыми погодными условиями года. Так, нам кажется невероятным полное отсутствие наездников и ночных бабочек).

Основу животного населения почвы и мохово-лишайниковой дернины в исследованном районе составляют четыре группы беспозвоночных: нематоды (Nematoda), энхитреиды (Enchytraeidae), ногохвостки (Collembola) и личинки комаров звонцов (Chironomidae). Меньшее значение имеют гамазовые клещи, личинки зимних комаров (Trichoceridae), грибных комаров (Mycetophilidae). В пробах при учете нематод встречались тихоходки (Tardigrada). Данных по простейшим получить не удалось. Все эти группы сильно обеднены таксономически. Так, из коллембол мы встретили всего 11 видов (в окрестностях Тареи — 62), из Mycetophilidae — 1 вид, из Trichoceridae — 2. Относительно разнообразны наземные хирономиды. Здесь обитает не менее 10 видов с очень своеобразной морфологией. Однако, несмотря на обеднение состава, суммарная плотность и биомасса беспозвоночных на единицу площади лишь немногим уступают, а подчас и выше, чем в более южных районах (и не только тундровых!). Плотность коллембол характеризуется цифрами порядка 10 000—300 000 экз./м^2 (в подзоне типичных тундр в зональных сообществах 20 000—40 000, в луговых — до 100 000). Численность гамазовых клещей здесь такая же, как в подзоне типичных тундр (2000—5000 экз./м^2). Плотность энхитреид под моховыми полосами и подушками порядка 3000—6000, в открытом грунте — 200—1000 экз./м^2 (в моховых тундрах она часто не достигает 1000 экз./м^2).

Еще более поражает численность личинок хирономид, плотность которых в различных биотопах колеблется от 50 до 1500 экз./м^2. Наземные хирономиды постоянно встречаются и в более южных, субарктических районах, в частности в пятнах голого грунта пятнистых тундр. Однако нигде они не встречаются в столь больших количествах. Они представлены здесь несколькими своеобразными арктическими видами с характерными жизненными формами имаго. У некоторых сильно укорочены крылья, но хорошо развиты цепкие ноги — приспособления, явно связанные с обитанием на оголенных грунтах при сильном ветре. В целом эту группу можно рассматривать как экологический викариат комаров-долгоножек, которые играют столь же большую роль и представлены аналогичными жизненными формами в тундровой зоне. Однако типулиды — одни из наиболее крупных среди тундровых насекомых, а хирономиды по размерам более подходят к категории мейофауны. Из олигохет также обитают только мелкие мезофильные формы энхитреид; крупные гидрофильные и дождевые черви отсутствуют. Зимние и грибные комары также представлены очень мелкими видами. Это — бесспорно одно из проявлений общей тенденции «миниатюризации» органического мира в полярных пустынях, отмеченной выше у растений. То же наблюдается и в других группах беспозвоночных.

Высокая плотность энхитреид, коллембол и хирономид обусловливает относительно большую зоомассу, которая в некоторых сообществах достигает 10 г/м^2, а в отдельных микрогруппировках в пересчете на 1 м^2 —

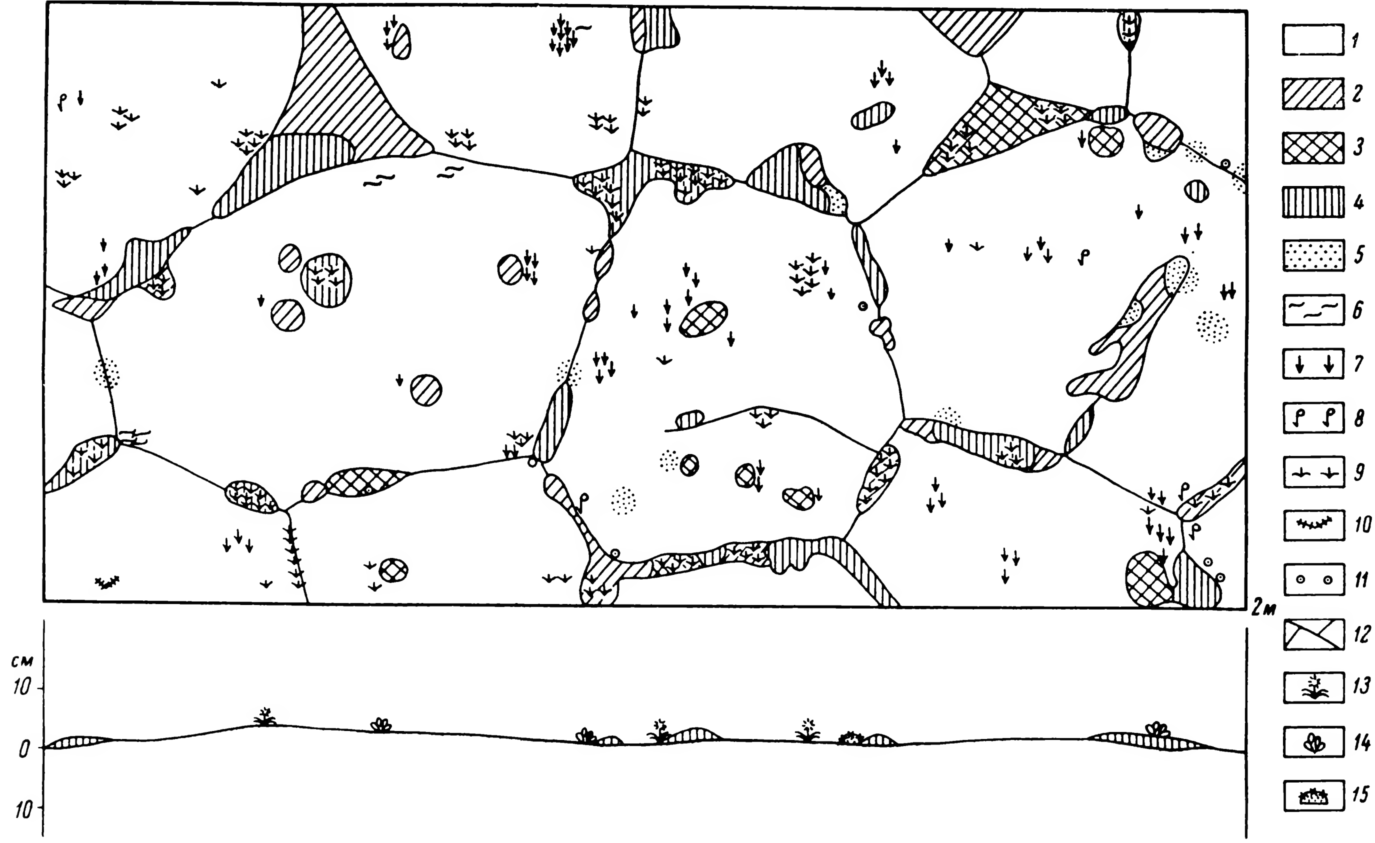


Рис. 3. Вертикальная и горизонтальная структуры лишайниково-мохового сообщества пустынного типа.

Горизонтальная проекция (1×2 м), вертикальный профиль (масштаб 1 : 10). *1* — голый грунт со щебнем; *2* — *Aulacomnium turgidum*; *3* — *Bryum tortifolium*; *4* — *Orthothecium strictum*; *5* — *Psoroma hypnorum*; *6* — *Thamnolia vermicularis*; *7* — *Phippsia algida*; *8* — *Saxifraga cernua*; *9* — *Cerastium regelli*; *10* — *Stellaria edwardsii*; *11* — *Draba* sp.; *12* — трещины, заполненные щебнем; *13* — *Phippsia algida*; *14* — *Cerastium regelii*; *15* — *Draba* sp.

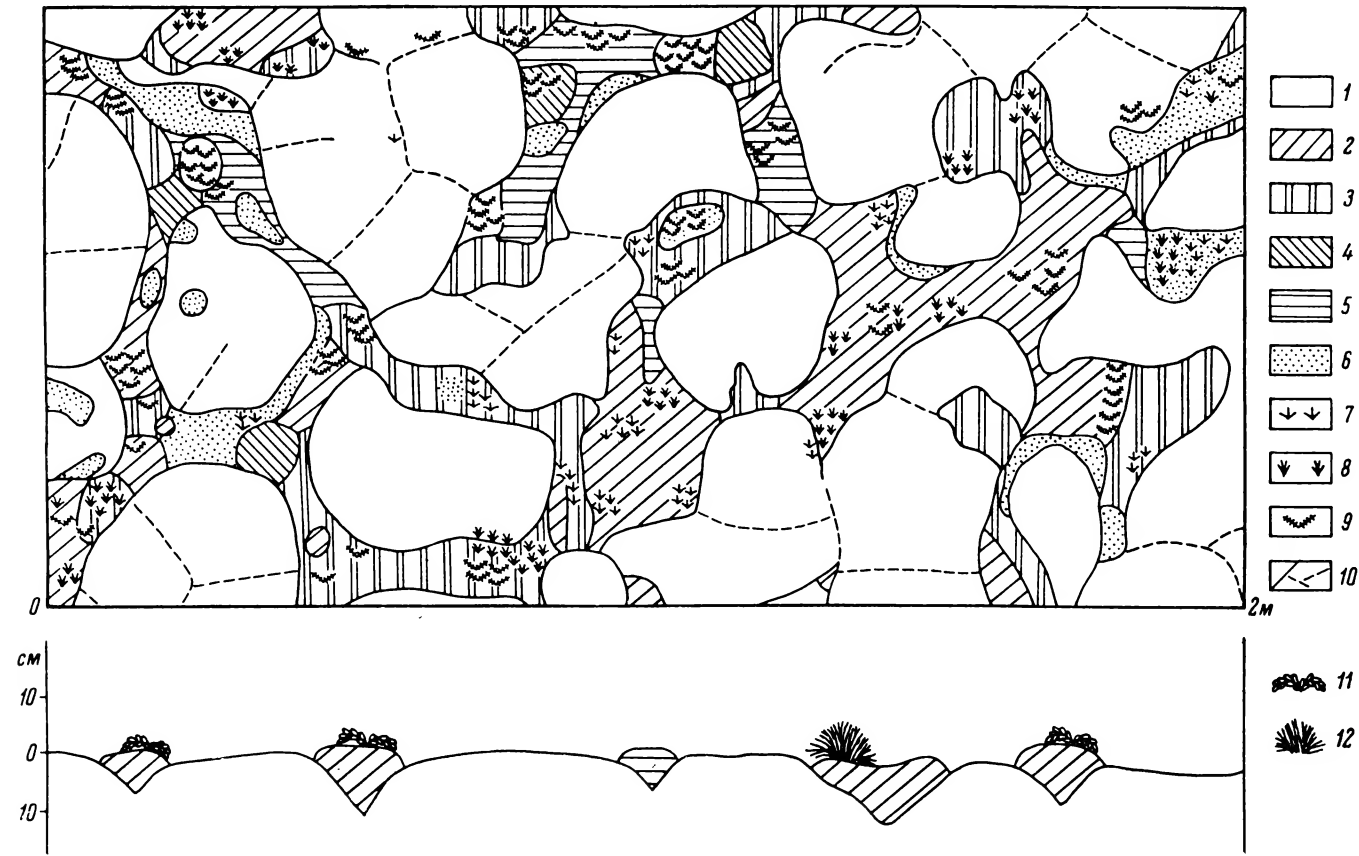


Рис. 4. Вертикальная и горизонтальная структуры лишайниково-мохового сообщества тундрового типа.

Горизонтальная проекция (1×2 м), вертикальный профиль (масштаб 1 : 10). *1* — голый грунт; *2* — *Aulacomnium turgidum*; *3* — *Rhacomitrium lanuginosum*; *4* — *Polytrichum* sp.; *5* — *Tomenthypnum nitens*; *6* — *Psoroma hypnorum*; *7* — *Cerastium regelii*; *8* — *Deschampsia borealis*; *9*—*Stellaria edwardsii*; *10* — трещины, заполненные щебнем; *11* — *Stellaria edwardsii*; *12* — *Deschampsia borealis*.

на почве, составляя с мхами единый по высоте ярус. Высота цветковых растений настолько мала, что они также не образуют самостоятельного яруса. Их вегетативные органы пронизывают моховую дернину, а цветоносы лишь изредка приподнимаются над ней. Средняя высота цветковых вместе с генеративными побегами — 3—4 см. Если вид образует подушки, например, *Draba oblongata*, *D. subcapitata*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga oppositifolia*, цветоносы не выступают из них и цветки находятся прямо на поверхности дернинки. Максимальная длина цветоносов отмечена у маков (6—8 см), но они обычно лежат, извиваясь на более теплой по сравнению с воздухом поверхности грунта, и лишь цветки слегка приподняты. Несколько большей высоты (до 10 см) в благоприятные годы могут достигать генеративные побеги злаков *Deschampsia borealis* и *Alopecurus alpinus*.

Поскольку травостой как таковой не выражен, отсутствует весь комплекс травостойных беспозвоночных, нет антофилов.

Корни сосредоточены в моховой дернине у самой поверхности грунта, лишь единичные проникают на глубину 10—15 см. Основная масса почвенных беспозвоночных (энхитреид, личинок комаров и коллембол) сосредоточена в слое 0—2 см. Если поверхность ровная, то уже на глубине 3 см нет ни коллембол, ни энхитреид. Несколько глубже проникают нематоды, но и они отсутствуют на глубине около 10, а иногда и 5 см. Под лишайниковыми подушками глубина заселения грунта не увеличивается.

Трещиноватость грунта несколько усложняет вертикальную структуру. В трещинах толщина моховой дернины увеличивается до 10—15 см; как было отмечено выше, подушки имеют пирамидальную форму и, резко сужаясь книзу, как бы клином входят в трещину (рис. 4). Цветковые, поселяясь в таких трещинах с мхами, не возвышаются над дерниной, однако последняя пронизана не только их корнями, но также стеблями и даже листьями. Толщина растительного покрова в трещинах немного увеличивается, но не за счет роста вверх, а вследствие проникновения вглубь. Трещиноватость способствует также более глубокому проникновению почвенных беспозвоночных, особенно нематод (до 10 см). На плоской поверхности те редкие виды, которые могут выжить, прижаты к грунту (например, мелкие дерновинки *Phippsia algida*).

Горизонтальная структура сообществ

Важнейшей чертой горизонтального строения растительности является несомкнутость покрова. Имеются участки, практически лишенные высших растений. Они обычно разбиты на правильные полигоны с плоской или слегка выпуклой поверхностью. Однако фрагменты таких полярных пустынь лишь формально можно назвать голыми грунтами. На самом деле это весьма деятельные и насыщенные сообщества с характерными ценотическими отношениями. Их поверхность, как правило, покрыта водорослевой или лишайниковой корочкой.

На более продвинутых стадиях развития полигональных пустынь поселяются единичные цветковые растения и мхи, образующие небольшие подушки. Дерновинки *Phippsia algida* селятся на поверхности полигонов, дернинки мхов и лишайников чаще приурочены к трещинам и особенно к углам полигонов. Растительность не образует замыкающихся вокруг полигонов бордюров: обычно это разорванные узкие полоски, расширяющиеся в местах схождения трещин (рис. 5). В результате отмеченной выше склонности растений формировать подушки полосы имеют четковидный характер, так как они образованы сближенными куртинами-подушками, границы между которыми обычно хорошо заметны. Ширина полосок растительности 1—2—3 см, мощность — не более 1—2 см. Когда моховая дернина разрастается, она расширяет и углубляет трещины. Однако связность ее остается незначительной, она легко вынимается из трещин, при этом не заметно следов торфообразования ни в трещине, ни в нижней части дернины.

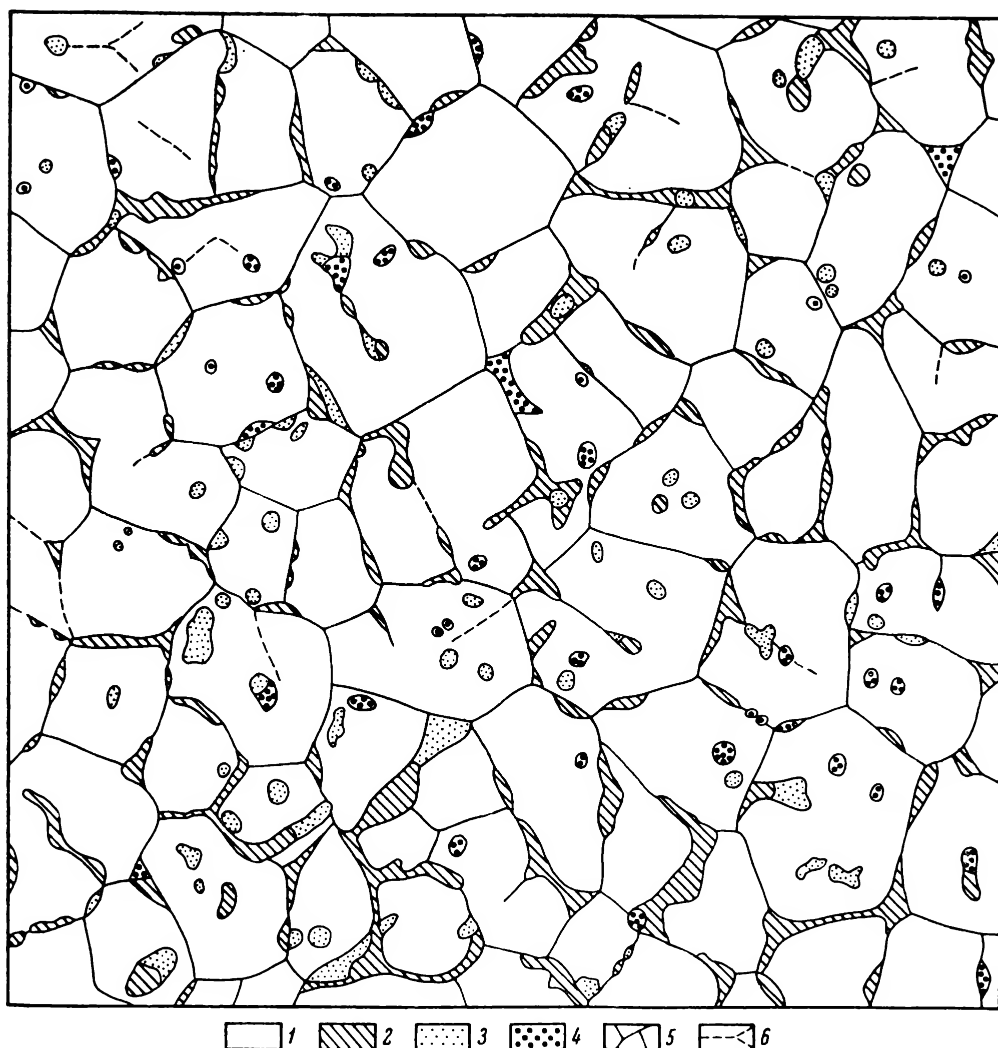


Рис. 5. Горизонтальная структура лишайниково-мохового сообщества пустынного типа (диаметр полигонов 40—50 см). Размер площадки 5×5 м.

1 — голый грунт, *2* — мхи, *3* — лишайники, *4* — цветковые растения, *5* — морозобойные трещины, *6* — вторичные трещины на полигонах.

Об относительно интенсивных биогеоценотических процессах в поверхностном слое грунта в таких сообществах убедительно свидетельствует распределение почвенных беспозвоночных (см. таблицу). Даже на самых оголенных, сплошь покрытых щебнем грунтах общая зоомасса составляет около 1—2 г/м². Под лишайниковыми или водорослевыми корочками она резко возрастает до 6—10 г/м². Примерно такая же зоомасса отмечена на зарастающих пятнах в подзоне типичных тундр (Чернов, 1973). Плотность населения беспозвоночных и их биомасса в мохово-лишайниковых полосах и подушках, приуроченных к трещинам, могут быть в 20 раз больше, чем в голом грунте, и выше, чем в моховых тундрах.

В районе мыса Челюскин имеются и полигональные тундры со связным растительным покровом, образующим сетчатый рисунок в виде сомкнутых полос вокруг пятен голого грунта (рис. 4). Проективное покрытие здесь от 30 до 40, реже — до 60%. По сравнению с более южными полигональными тундрами арктического типа здесь мало цветковых, ширина полос значительно уже, а число пятен на единицу площади гораздо больше (в моховых тундрах подзоны типичных тундр на 100 м² приходится около 30 пятен, в полигональных арктических тундрах — немногим более 100,

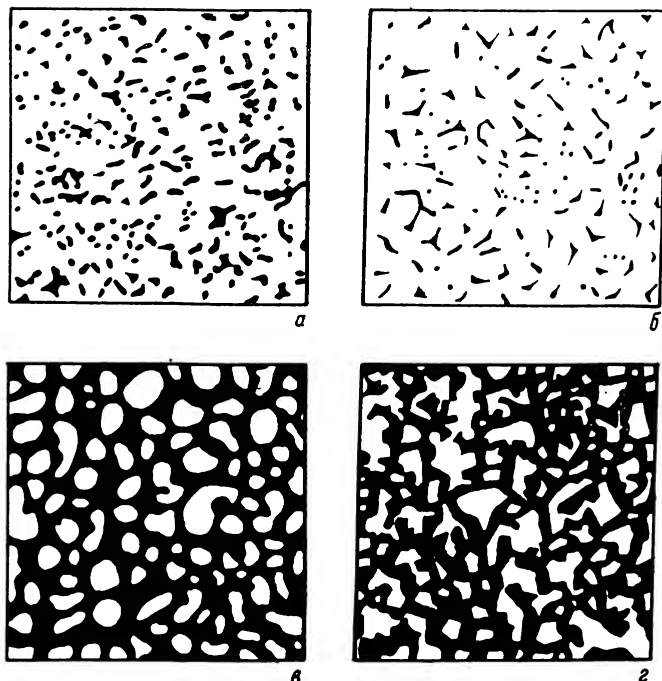


Рис. 6. Различные типы распределения растительности.
а, *б* — куртинно-подушечный; *в*, *г* — полигонально-сетчатый связный.

на мысе Челюскин — около 400). Участков со сплошным растительным покровом встречено не было.

Таким образом, основные типы распределения растительной дернины в исследованном районе — куртинно-подушечный несомкнутый (рис. 6, *а*, *б*) и полигонально-сетчатый связный (рис. 6, *в*, *г*). Чередование этих двух типов, а часто и их сочетание создают все разнообразие горизонтальной структуры растительных группировок. При куртинно-подушечном типе общий рисунок распределения растений не полностью определяется характером трещиноватости грунта, поскольку подушки не всегда приурочены к трещинам. При полигонально-сетчатом распределении растений вдоль трещин рисунок может меняться в зависимости от формы и размеров полигонов, диаметр которых варьирует от 10—15 см до 1—2 м. Но на полигонах могут спорадично встречаться подушки и куртины растений. Лишайниково-моховые полосы, образующие сетчатый рисунок, в свою очередь имеют куртинно-подушечное строение будучи сложены отдельными подушками мхов и лишайников. Все растительные группировки имеют отчетливый «апликативный» характер (Говорухин, 1960): растительный покров накладывается определенным рисунком на голый грунт, который здесь первичен (в противоположность пятнистым тундрам более южных районов).

По нашим наблюдениям за общим распределением растений, их жизненностью и активностью почвенных беспозвоночных куртинно-подушечный тип растительного покрова является в этом районе оптимальным, хотя полигонально-сетчатый может считаться более продвинутым в ценотическом отношении. При относительно сомкнутом покрове даже в неширокиx полосах в данных климатических условиях начинаются угнетение растений в центральных частях дернины, ее вымокание и постепенное отмирание. При куртинно-подушечном распределении, несмотря на разреженность и несомкнутость покрова, растения оптимально используют пространство, не оказывая угнетающего воздействия друг на друга и остальные компоненты биоценоза. Подушки играют положительную роль в за-

Численность (экз./дм²) различных групп и общая масса (мг/дм²) * беспозвоночных в полярно-пустынных сообществах (мыс Челюскин, июль 1974 г.)

Группы животных	Лишайниково-моховая полигональная пустыня (общее покрытие растениями 5%)				Мохово-лишайниковое сообщество с куртинно-подушечным распределением растительности (общее покрытие растениями 20%)			Лишайниково-моховое сообщество с полигонально-сетчатым распределением растительности (общее покрытие растениями 60%)		
	«голый» щебнистый грунт	лишайниковые корки на щебнистом грунте	узкие (1—2 см) ленты мхов по трещинам	моховые подушки по краю трещин	«голый» грунт с лишайниками	узкие мохово-лишайниковые ленты по трещинам	моховые подушки	«голый» грунт с лишайниками	узкие (1—2 см) ленты мхов по трещинам	плотные и широкие (до 10 см) дикраново-торфянистые полосы в трещинах
Энхитреиды	2	10	27	34	17	65	32	5	10	13
Гамазовые клещи	0	22	16	66	0	71	58	19	48	18
Коллемболы	84	174	702	1875	161	1855	3663	914	1262	591
Личинки комаров звонцов	0	13	14	5	16	5	7	2	4	2
Общая масса, мг/дм²	5	33	64	84	50	125	108	29	44	34

* Без нематод и простейших.

держании снежного покрова, хорошо аэрируются и в меньшей степени подвержены опасности длительного переувлажнения, чем плотные полосы моховой дернины. Оптимальные условия для беспозвоночных также создаются в небольших округлых не слишком мощных подушках; в них масса позвоночных может достигать 100 мг/дм² (см. таблицу). При разрастании моховой дернины и при увеличении ее толщины условия ухудшаются. В этом плане показательно сравнение двух сообществ: одно из них с куртинно-подушечным распределением и общим покрытием 20%, второе — с полигонально-сетчатым и общим покрытием 60%. В последнем численность и масса почвенных беспозвоночных в целом ниже, особенно за счет уменьшения численности коллембол (наиболее массовая группа) в плотных и широких (до 10 см) моховых полосах, которые покрывают значительную часть площади сообщества. Их численность здесь меньше в 2—3 раза по сравнению с узкими моховыми лентами и почти в 6 раз по сравнению с изолированными моховыми подушками.

Кроме четкой, иногда геометрически правильной структуры растительности в пределах сообщества (микроструктура), следует отметить также резкие, почти линейные границы между сообществами, их небольшую протяженность и частую смену в пространстве. Переходов между различными сообществами практически нет. Поскольку трансформирующее воздействие растительности сведено к минимуму, она лишь отражает как составом, так и структурой малейшие изменения среды. Особенно резки границы между сообществами, развивающимися на грунтах с различным механическим составом. Но часто резкие границы наблюдаются и на сходных грунтах, в этих случаях причиной является разница в увлажнении и снежном покрове.

В данной работе мы не ставили задачи дать описание всего разнообразия растительных сообществ, встречающихся в исследуемом районе. Наша цель — показать лишь наиболее характерные, существенные особенности структуры растительного покрова. Отметим лишь, что на водоразделах господствуют лишайниково-моховые, моховые и лишайниковые сообщества. В качестве доминантов выступают мхи *Orthothecium chryseum*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Ditrichum flexicaule*,

Dicranoweisia crispula и лишайники *Cetraria delisei*, *C. ericetorum*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis* s. l. Сообщества эти значительно менее полидоминантны, чем моховые тундры, обычно в них отчетливо доминируют 1—2 вида. В зависимости от положения в рельефе, механического состава грунта и увлажнения проективное покрытие растительности меняется от 5—10 до 60—70%. В целом их строению присущи все те характерные особенности, которые были отмечены выше. Эти лишайниково-моховые сообщества можно рассматривать как зональные.

Интразональные группировки в местообитаниях со специфическими почвенно-климатическими условиями и приуроченной к ним своеобразной растительностью не развиты. К таким интразональным группировкам в подзоне типичных тундр относятся богато разнотравные или злаковые луговины на южных склонах, а также болота. В районе мыса Челюскин на южных склонах отмечены бóльшая сомкнутость моховой дернины и несколько большее обилие разнотравья: *Papaver* spp., *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga caespitosa*, *S. platysepala*. Эти виды очень редки в других местах, здесь же у них высокая жизненность и они быстрее проходят фенофазы; но такие виды единично рассеяны среди моховой дернины и не образуют зарослей. На южных склонах количество тепла здесь лишь незначительно выше, чем на горизонтальных поверхностях и склонах другой экспозиции, при общем дефиците его нехватает для формирования луговины. Отсутствуют и болотные группировки, хотя имеются обширные площади с подтоком воды, переувлажненные в летний период, т. е. с условиями, при которых в тундровой зоне формируются болота. Здесь же такие участки, почти лишенные растительности, заняты полигональными пустынями.

Мочажины, образующиеся при протаивании грунтов на водоразделах, напоминают скорее лужи, глубина воды в них менее 10 см, нет специфической водной или болотной растительности: идет процесс вымокания и отмирания тех видов, которые росли здесь раньше. Иногда происходит замена более сухолюбивых мхов видами рода *Calliergon*, но и последние угнетены. Избыток влаги отрицательно сказывается на жизнедеятельности растений и почвенных беспозвоночных. Угнетение это не компенсируется сменой другими видами и наступает стадия деградации.

Заключение

Зональное положение многих районов Таймыра и зональное деление Таймыра в целом противоречиво отражены в литературе и картографических материалах. Район мыса Челюскин относили то к подзоне арктических тундр, то к зоне арктических (полярных) пустынь. Противоречия эти объясняются по крайней мере двумя причинами: отсутствием единого подхода к зональному делению, к критериям выделения тех или иных единиц и конкретных сведений о растительности. Б. Н. Городков (1935) и Ф. В. Самбук (1937), ссылаясь на кратковременные наблюдения Чильмана (Kjellman, 1883) и А. Бирули (1907), относили район мыса Челюскин к подзоне арктических тундр, А. И. Лесков (1947) — к Высокоарктической нивальной области. На геоботанических картах СССР м. 1 : 4 000 000 (1954), м. 1 : 15 000 000 (1964) и других мыс Челюскин отнесен к арктическим пустыням вместе с Северной Землей и горами Бырранга. В сборнике «Таймыро-Североземельская область» (1970) на материке не выделяется зона полярных пустынь (последняя отмечена лишь для Северной Земли) и район мыса Челюскин входит в подзону арктических тундр.

На основании полученных нами данных о флоре, структуре растительного покрова и животного населения мы присоединяемся к мнению тех авторов, которые относят район мыса Челюскин к зоне полярных пустынь (Лесков, 1947; Тихомиров, 1948; Сочава, Городков, 1956; Александрова, 1971). Граница полярных пустынь на Таймыре, видимо, должна проводиться по 77° с. ш. (на широте зал. Терезы Клавенес). Диагностические признаки зоны полярных пустынь приводятся в работах В. Д. Александровой (1969, 1971). Район мыса Челюскин соответствует всем этим приз-

накам, его растительность сходна с полярными пустынями островов Северной Земли (Короткевич, 1958) и Земли Франца-Иосифа (Александрова, 1969).

Основные черты, по которым мы относим район мыса Челюскин к зоне полярных пустынь, следующие: 1) сильная разреженность растительного покрова, разорванность растительной дернины, первичность голых грунтов; площадь оголенных грунтов превышает площадь растительного покрова; 2) замедленность процессов разложения, отсутствие торфонакопления и вообще слабый процесс почвообразования; 3) сосредоточенность жизни в узкой пленке у поверхности грунта; отсутствие вертикальной дифференциации; 4) общая «миниатюризация» жизни: уменьшение особей растений и животных, замещение более крупных видов более мелкими; 5) резкое обеднение флоры и фауны во всех группах; 6) смена доминантов по сравнению с тундровой зоной: в растительном покрове абсолютно преобладают мхи и лишайники, роль цветковых растений минимальна; типичные тундровые мхи *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, имеющие широкое распространение по всей тундровой зоне, в том числе в подзоне арктических тундр, замещаются *Orthothecium chryseum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Ditrichum flexicaule*, *Bryum tortifolium*, *Dicranoweisia crispula*; в составе животного населения отсутствуют крупные сапрофаги, особенно дождевые черви, преобладают микрофитофаги; 7) образование подушечных форм во всех группах растений, особенно у мхов и лишайников; 8) отсутствие кустарничков в растительном покрове; 9) отсутствие интразональных группировок: разнотравно-злаковых луговин и болот.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1957). Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Тез. докл. II делегатск. съезда ВБО. IV. Секция флоры и растительности. — Александрова В. Д. (1969). Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., II. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56,1. — Ананьева С. И. (1973). Ногохвостки (Collembola) Западного Таймыра. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. — Бируля А. (1907). Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. Зап. имп. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отд., XVIII, 2. — Геоботаническая карта СССР м. 1 : 4 000 000 (1954). — Геоботаническая карта СССР м. 1 : 15 000 000 (1964). — Говорухин В. С. (1960). Пятнистые тундры и пликативные почвы севера (к 50-летию теории пятнистых тундр В. Н. Сукачева). Землеведение, V. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Короткевич Е. С. (1958). Растительность Северной Земли. Бот. ж., 43, 5. — Лесков А. И. (1947). Арктическая тундровая область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. — Самбук Ф. В. (1937). Краткий очерк растительности Таймыра. Проблемы Арктики, 1. — Сочава В. Б., Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, 1. — Таймыро-Североземельская область. (1970). Под редакцией Р. К. Сиско. — Тихомиров Б. А. (1948). К познанию флоры крайних полярных пределов Евразии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 53,4. — Чернов Ю. И. (1973). Геозоологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. — Kjellman F. G. (1883). Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste. Die Wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцева,
Москва.

Получено 8 V 1975.

SUMMARY

The most Northern point of the Eurasian continent, point Cheljuskin has been regarded as a polar desert zone. The main features of its vegetation and animal population structure and composition are as follows: extremely scarce vegetation cover, the priority of bare grounds, low decomposition rate and, in general, decreased soil formation process, reduction of stratification, concentration of all forms of life in a thin film near the surface, general deminuation of life (reduction of individual sizes, replacement of larger species by smaller ones of related groups, sharp decrease of species numbers in flora and fauna, change of dominants in comparison with the tundra zone, formation of cushions in all plant groups, especially in mosses and lichens, the absence not only of shrubs, but also of dwarf shrubs in vegetation cover, the absence of intrazonal stands — herb-grass meadows and bogs). The Southern boundary of the polar desert zone on Taimyr peninsula apparently corresponds to 77° n. l.

УДК 582.03.036 : 58.035 : 616-003.9 : 581.132 : 633.15

О. А. Семихатова, Л. И. Егорова

ДЕЙСТВИЕ СВЕТА НА ПРОЦЕСС РЕАКТИВАЦИИ ФОТОСИНТЕЗА ЛИСТЬЕВ КУКУРУЗЫ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

O. A. SEMIKHATOVA, L. I. EGOROVA. EFFECT OF LIGHT ON THE RECOVERY OF PHOTOSYNTHESIS IN *ZEA MAYS* LEAVES AFTER HEAT STRESS

Исследовалось действие света (8000 лк) на процесс реактивации фотосинтеза листьев *Zea mays* L. после кратковременного (10 мин.) воздействия высокой температуры (42, 43 и 44°). Интенсивность фотосинтеза регистрировалась с помощью инфракрасного газоанализатора. Обнаружено, что освещение листьев после прогревания может значительно ускорять процесс реактивации фотосинтеза, при этом положительное действие света не зависит от степени подавления фотосинтеза, величины его исходной интенсивности, наличия углекислоты в воздухе. Делается предположение, что репарация теплового повреждения фотосинтеза включает два различных процесса, один из которых осуществляется в темноте, другой активируется светом.

Известно, что фотосинтез является весьма чувствительной к температурному воздействию функцией, подавляющейся уже при начальных степенях теплового повреждения клетки (Александров, 1955). На низших и высших растениях показано, что фотосинтез ингибируется как во время прогревания, так и после прекращения воздействия температуры (см.: Larcher, 1973; Bauer, Larcher, Walker, 1975).

Известно также, что инактивация фотосинтеза повышенной температурой при незначительном повреждении клеток обратима: фотосинтез может восстанавливаться после возвращения объекта в благоприятные условия. Однако фактического материала о характере реактивации фотосинтеза еще очень немного.

Вместе с тем хорошо показано, что процесс репарации, или реактивации,[1] отдельных функций, подавленных высокой температурой, имеет большое значение в общей стойкости растения (Александров, 1956; Альтергот, 1965; Семихатова, 1974). Несомненный интерес представляет в связи с этим выявление хода реактивации фотосинтеза и факторов, влияющих на скорость этого процесса.

Исследуя способность растений восстанавливать фотосинтез, нарушенный кратковременным прогреванием листьев, мы столкнулись с весьма любопытным фактом, собственно и побудившим нас к проведению данной работы. Измерения фотосинтеза проводились сразу после воздействия высокой температуры и через 17 час. хранения листьев в темноте. Оказалось, что кривая хода восстановления, построенная по этим двум экспериментальным точкам, в значительной степени отличается от кривой хода реактивации, когда фотосинтез регистрировался через короткие промежутки времени. При более частом определении фотосинтеза сокращалось

[1] Термин предложен В. Я. Александровым (1964).

время выхода интенсивности фотосинтеза к исходному уровню, т. е. каждое новое определение фотосинтеза в течение получаса (свет 8000 лк) влияло на процесс восстановления данной функции. Это привело нас к мысли о зависимости процесса восстановления фотосинтеза от света. Настоящая работа представляет собой попытку более подробно исследовать это явление.

Собранные нами литературные данные по этому вопросу оказались немногочисленными и противоречивыми. Анализ литературы, касающейся воздействия света на различные, в том числе и тепловые, повреждения растений, показал, что имеющиеся работы можно разделить на три группы. Первая группа — это работы о влиянии света на процесс повреждения растений, у которых фотосинтез был тем или иным способом подавлен. Наблюдения велись не за восстановлением фотосинтеза, а определялись другие показатели повреждения: соотношение поврежденной и неповрежденной площадей листа, движение протоплазмы, содержание хлорофилла. Если воздействие производилось на свету или освещались уже поврежденные объекты, то повреждение усиливалось. Несколько работ посвящено изучению влияния света на устойчивость хлорофиллоносных клеток к высокой температуре (Ломагин, Антропова, 1965; 1966). Отмечается, что минимальная интенсивность света, при которой усугублялось повреждение прогретых листьев, составляла 1000 лк. Многие авторы полагают, что причиной усиления повреждения на свету является фотоокисление, сенсибилизируемое хлорофиллом и происходящее за счет фотохимической энергии, которая не используется при подавленном фотосинтезе. Подробный анализ работ данного направления приводится в обзоре А. Г. Ломагина (1969).

Ко второй группе относятся исследования одновременного действия света и повреждающей температуры на фотосинтез. И. М. Кислюк (1964) обнаружила, что свет, даже очень слабый (500 лк), значительно усиливал повреждающее действие низкой положительной температуры. Интенсивность фотосинтеза значительно снижалась, если низкая температура (0.6—2°) сочеталась с освещением. Свет в период действия пониженной температуры вызывал прогрессирующее снижение фотосинтетической способности листьев и в опытах Тейлора и Роули (Taylor, Rowley, 1971). В. Е. Петров и др. (1975) обнаружили, что если воздействие высокой температуры на клетки хлореллы производилось на свету, то усиливалось ингибирующее действие прогревания (45°, 1 час) на фотосинтез и запасание энергии. Таким образом, при сочетании повышенной или пониженной температуры с освещением наблюдалось усиление повреждения фотосинтеза.

Работы о роли света в восстановлении фотосинтеза после действия температуры, когда растения уже перенесены в благоприятные условия, можно отнести к третьей группе. Нам удалось найти лишь несколько работ, посвященных собственно влиянию света на реактивацию фотосинтеза после воздействия температуры. А. Г. Ломагин и Т. А. Антропова (1966) приводят данные, свидетельствующие об отрицательном действии света, т. е. о замедлении репарации повреждения на свету. Правда, схема их опыта была довольно сложной. После прогревания (50°, 1 мин.) растения помещались на сутки либо на свет, либо в темноту; следующие сутки оба варианта хранились в темноте, затем содержались при 12-часовом фотопериоде. Восстановление фотосинтеза через неделю было различным в зависимости от того, хранились ли растения в первые 24 часа после прогревания в темноте или на свету: «темновой» вариант восстанавливался до уровня контроля, «световой» — до $^1/_3$ от начального уровня. Однако другие авторы (Benzioni, Itai, 1973) отмечают, что реактивация фотосинтеза листьев табака после 2-минутного воздействия температуры в 47° происходит в 2 раза быстрее на свету по сравнению с вариантом, в котором листья хранились в темноте, т. е. в данном случае свет ускорял восстановление поврежденной функции. В опытах О. А. Семихатовой (1964) прослеживалась динамика фотосинтеза листьев кукурузы после прогревания

при 38—39°. На протяжении срока измерения фотосинтеза (непрерывное освещение в течение 5—6 час.) его интенсивность возрастала, т. е. свет не препятствовал реактивации фотосинтеза.

Таким образом, вопрос о влиянии света на реактивацию фотосинтеза в период последействия температуры практически не изучен. Превалирующее в литературе мнение, что свет усиливает степень и продолжительность нарушения фотосинтеза, вряд ли можно считать достаточно обоснованным. В настоящей работе мы поставили цель исследовать, как действует свет на восстановление фотосинтеза, нарушенного кратковременным воздействием повышенной температуры.

Методика

Объектом исследования служили закончившие рост первые листья 10—18-дневных проростков кукурузы *Zea mays* L. сорта Заря, выращенных зимой в оранжерее под люминесцентными лампами, летом — в открытом грунте. Определение интенсивности фотосинтеза проводилось с помощью инфракрасного газоанализатора ОА 2210 в токе воздуха, при этом регистрировалась разница между количеством углекислоты в атмосферном воздухе и в воздухе, прошедшем через листовую камеру. Скорость тока составляла 30 л/час. Данный способ измерения полностью отвечал задаче исследования, так как позволял длительное время регистрировать фотосинтез у одной и той же пробы листьев.

Отделенные листья помещались между двумя сетками в плоской камере, изготовленной из меди и органического стекла. Средняя проба обычно состояла из 8—10 листьев (около 0.5—0.7 дм^2). Для обеспечения нормального водного режима поверхности среза листьев покрывались влажной ватой, а воздух, поступающий в камеру, пропускался через сосуд с водой. Контроль за водным режимом проводился путем взвешивания: содержание воды в пробе было неизменным на протяжении всего опыта.

Прогревание листьев при 42, 43 и 44° проводили в темноте, помещая листовую камеру на 10 мин. в водный ультратермостат, после чего камеру с листьями переносили в воду с температурой 23—24°. Листья в камере между сетками располагались таким образом, чтобы они свободно омывались током воздуха со всех сторон. Контроль за изменением температуры листьев проводился с помощью медь-константановой термопары: температура листьев достигала заданного уровня за 2—3 мин.

Освещенность листьев в камере равнялась 8000 лк (лампа накаливания 150 вт с водным экраном). Фотосинтез определялся у подвергнутых воздействию высокой температуры листьев сразу (на протяжении первых 30 мин.) после прогревания и периодически в течение последующих 25—30 час.

Как известно, при включении света после периода темноты фотосинтез не сразу выходит на стационарный уровень. В связи с этим измерение и запись фотосинтеза проводились в течение 30—40 мин. Ход фотосинтеза на протяжении этого времени в различных опытах был одинаков. На графиках (рис. 1—6) приведены величины, соответствующие стационарному уровню фотосинтеза. Выражены эти величины в процентах от контроля, т. е. от интенсивности фотосинтеза тех же листьев до температурного воздействия. Если срезанные листья не подвергались температурному воздействию и сохранялись во влажной камере в темноте, то измеренный через 2—3 суток фотосинтез был равен исходному. Абсолютные величины интенсивности фотосинтеза контрольных листьев в условиях наших опытов составляли 20—30 мг CO_2 дм$^{-2}$·час$^{-2}$.

Подчеркнем, что мы рассматриваем в этой работе процесс реактивации фотосинтеза, т. е. постепенное увеличение интенсивности ассимиляции после ее подавления высокой температурой, независимо от того, достигает эта интенсивность исходного уровня за период исследования или же нет.

Результаты и обсуждение

Первый вопрос, на который мы хотели ответить, усиливает ли свет повреждение фотосинтеза, нарушенного кратковременным прогреванием листьев?

Приведем результаты опытов, в которых прослеживался ход фотосинтеза у проб, хранившихся после прогревания (43.5°, 10 мин.) в темноте или освещавшихся в первые 5—6 час. Схема опытов была следующей: первая проба в течение 5 час. после прогревания хранилась в полной темноте, у второй пробы первое определение было проведено через 3 часа хранения в темноте, третья проба освещалась в течение 30 мин. сразу и через 5 час. после воздействия температуры, у четвертой пробы листьев фотосинтез определялся ежечасно. На рис. 1 приведены результаты двух опытов этой серии. Остаточный фотосинтез после прогревания листьев составлял в первом опыте 15, во втором — 10% от исходного уровня. Оказалось, что через 5 час. все пробы ассимилировали углекислоту почти с одинаковой скоростью (различия в пределах $\pm 5\%$ не превышают величины «разброса» между пробами). Еще через 15 час. (листья хранились в одинаковых условиях в темноте) между вариантами также не обнаружено существенной разницы в интенсивности фотосинтеза. Эти данные свидетельствуют о том, что освещение листьев сразу после температурного воздействия не усиливает повреждения фотосинтеза.

Во второй серии опытов листья прогревались при температуре 42° и после проводились периодические определения фотосинтеза на протяжении длительного времени. Результаты показали, что свет не только не усиливал повреждения функции, но, напротив, оказывал положительное действие (рис. 2). Кривые, приведенные на графике, отражают ход реактивации фотосинтеза после прогревания. Точки на графике соответствуют стационарной интенсивности фотосинтеза, каждой точке предшествует 30-минутное освещение. В промежутках между определениями фотосинтеза листья хранились в темноте при комнатной температуре.

Как показано на рис. 2, полное восстановление фотосинтеза до исходного уровня в темноте было отмечено через 2 суток. Если после суточного выдерживания в темноте листья периодически освещать, то происходит резкое ускорение реактивации фотосинтеза. Такое же ускорение наблюдается и в том случае, если растения хранились в темноте в течение более короткого промежутка времени (11—15 час.).

Опытов, подобных приведенным на рис. 2, было проделано более 30, и результаты их однозначны. На основании этого нами был сделан вывод, что свет (8000 лк) может ускорять процесс реактивации фотосинтеза. Таким образом, наши данные подтверждают отмеченную ранее (Benzioni, Itai, 1973) положительную роль света.

Однако воздействие света исследовалось в этих опытах спустя несколько часов после прогревания листьев. Возникает вопрос, наблюдается ли ускорение реактивации фотосинтеза светом на протяжении всего периода его восстановления после прогревания?

На рис. 3, *А* представлены результаты одного из опытов следующей серии. Первая проба освещалась в течение 30 мин. только через 5 час. после воздействия температуры, у второй фотосинтез определялся сразу и через 5 час. после прогревания, у третьей — ежечасно, четвертая проба освещалась непрерывно. Данные этих опытов показали, что свет (прерывистый и непрерывный) значительно ускоряет реактивацию фотосинтеза.

На рис. 3, *Б* приведены результаты опытов, в которых пробы после прогревания при температуре 42° также освещались либо непрерывно (кривая *8*), либо в течение 30 мин. через каждые 0.5—1.5 часа (кривые *5*—*7*). Однако в данном случае свет не ускорял реактивации подавленного прогреванием фотосинтеза. Скорость ассимиляции почти не изменялась с течением времени.

Таким образом, если прогретые растения находились какое-то время (более 10 час.) в темноте, то при последующем освещении всегда происхо-

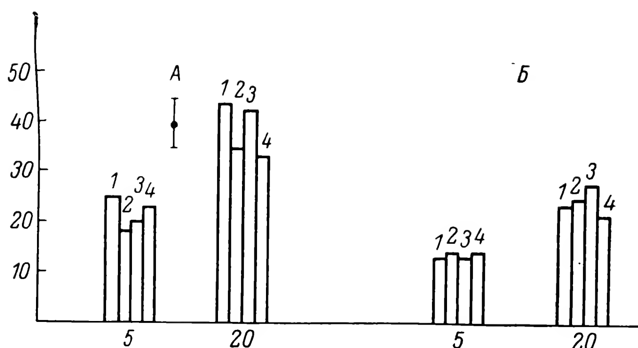


Рис. 1. Реактивация фотосинтеза после 10-минутного прогревания листьев при 43.5°.

Пробы освещались в течение 30 мин. (8000 лк): *1* — через 5 и 20 час.; *2* — через 3, 5 и 20 час.; *3* — через 0, 5 и 20 час.; *4* — через 0, 1, 2, 3, 4, 5 и 20 час. *На оси ординат* — интенсивность фотосинтеза в процентах от исходного уровня; *на оси абсцисс* — время в часах после прогревания. *А*, *Б* — отдельные опыты. Подробнее в тексте.

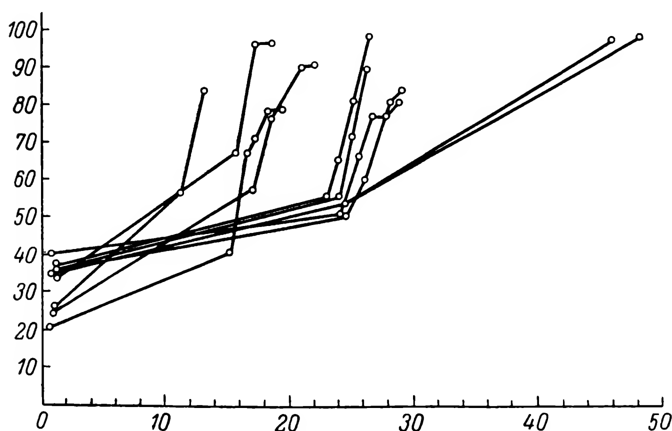


Рис. 2. Действие света на реактивацию фотосинтеза после 10-минутного прогревания при 42°.

Каждой точке на графике предшествует 30-минутное освещение (8000 лк), остальное время пробы хранились в темноте. *На оси ординат* — интенсивность фотосинтеза в процентах от исходного уровня; *на оси абсцисс* — время в часах после прогревания.

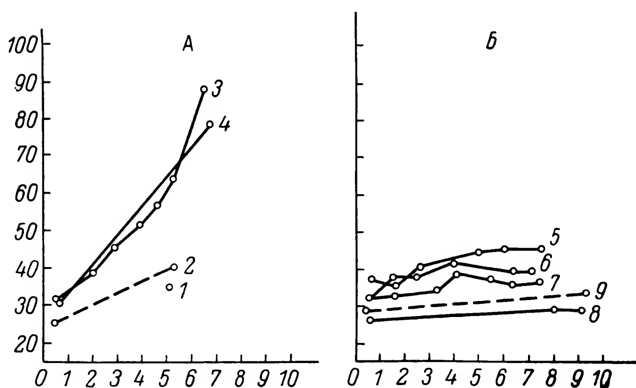


Рис. 3. Действие света на реактивацию фотосинтеза в первый период после прогревания (42°, 10 мин.).

А — ускорение реактивации светом, *Б* — отсутствие ускорения. *1*, *2*, *9* — пробы хранились в темноте; *3*, *5*, *6*, *7* — пробы освещались периодически; *4*, *8* — пробы освещались непрерывно. Обозначение осей то же, что на рис. 2.

Рис. 4. Кривые хода реактивации фотосинтеза, отражающие возможные случаи (*1*—*4*) действия света.

Каждой точке предшествует 30-минутное освещение. Условия опыта и обозначение осей те же, что на рис. 2.

дит резкое ускорение реактивации фотосинтеза. Если же свет дается в первые 5—10 час. после прогревания, то возможны два случая: либо происходит ускорение восстановления на свету, либо реактивация фотосинтеза на свету не отличается по скорости от темнового варианта. На рис. 4 приведены кривые хода восстановления, отражающие все выявленные нами случаи влияния света на реактивацию фотосинтеза. Кривые *1* и *2* относятся к тем случаям, когда происходит ускорение процесса восстановления на свету по сравнению с темновым вариантом *4*, при этом восстановление может быть полным *1* или частичным *2*. Кривая *3* отражает тот случай, когда скорости реактивации на свету и в темноте практически равны между собой. Для последнего случая следует отметить, что через некоторое время растения обретают способность отвечать ускорением реактивации фотосинтеза на новые порции света. Темновая реактивация фотосинтеза идет в этот период (через 15—20 час. после прогревания) также с относительно большей скоростью. Ускорение реактивации фотосинтеза светом может происходить и в том случае, когда в темноте репара-

Реактивация фотосинтеза после 10-минутного прогревания

Температура, °С	Увеличение интенсивности фотосинтеза			
	в течение 1—10 час.		в течение 15—30 час.	
	темнота	свет	темнота	свет
42	+	+	—	+
42	0	+	—	+
42	0	+	—	+
42	0	+	—	+
42	0	0	—	+
42	0	0	—	+
42	0	0	—	+
42	0	0	—	+
42	0	0	+	—
42	0	0	+	—
42	0	—	+	+
42	0	+	+	—
42	0	0	+	+
43	+	+	—	+
43	+	+	—	+
44	+	—	—	+
44	+	+	—	+

Примечание. Знак «+» означает, что увеличение интенсивности есть, 0 — нет, тире означает, что показатель не определялся.

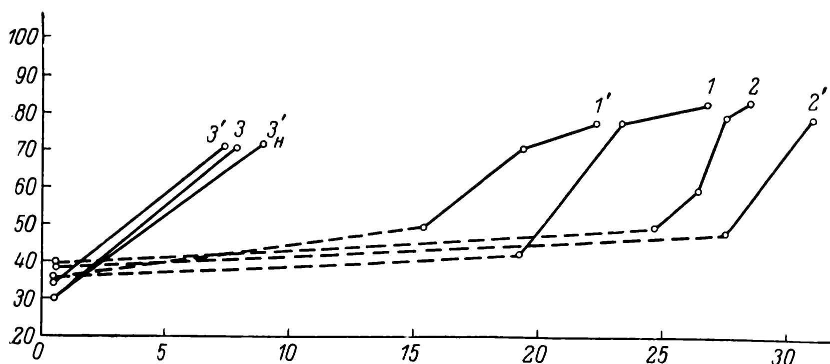


Рис. 5. Реактивация фотосинтеза прогретых листьев (42°, 10 мин.) в нормальных условиях (*1*, *2*, *3*) и в атмосфере без CO_2 (*1'*, *2'*, *3'*, *3'н*).

Прерывистой линией показан ход реактивации фотосинтеза в темноте, *сплошной линией* — при освещении: *1—3* — периодическом (30 мин. перед каждой точкой), *3н* — при непрерывном.

ция идет с очень малой скоростью, так что при этом интенсивность фотосинтеза со временем практически не изменяется. Наблюдаемые случаи действия света на реактивацию фотосинтеза после прогревания представлены в таблице. Выявленные закономерности укладываются в следующую логическую схему. Процесс восстановления подавленного прогреванием фотосинтеза включает несколько составляющих: способность клеток листьев к репарации теплового повреждения фотосинтеза и собственно репараторные процессы, один из которых осуществляется в темноте, второй активируется светом. Если у данной пробы листьев нет способности к репарации, эти процессы не могут иметь места; если эта способность есть — они осуществляются, но с разной скоростью, у темнового процесса иногда столь низкой, что она не может быть обнаружена за короткое время наблюдения. Листья, у которых сразу после действия температуры отсутствовала способность к репарации, приобретают эту способность при хранении в темноте в благоприятных условиях.

Несомненно, что логический анализ явления еще ничего не говорит о механизме составляющих репараторного процесса. Для выявления того, чем именно определяется способность к репарации теплового повреждения фотосинтеза, нужны дальнейшие исследования. Имеющиеся у нас данные позволяют подойти к решению вопроса, какова же собственно роль света в репараторном процессе. Мы предполагаем следующие возможности.

1. На свету осуществляется фотосинтез, который обеспечивает репараторный процесс необходимыми пластическими веществами или энергией.

2. Свет играет роль только триггера, включающего какой-то неактивный в темноте процесс, осуществляющий репарацию теплового повреждения фотосинтеза.

3. На свету активируются определенные ферменты или реакции, не принадлежащие к фотосинтетическому циклу, которые осуществляют восстановление поврежденных структур.

Для того чтобы исключить некоторые из этих возможных ролей света, нами были прежде всего проведены опыты с исключением CO_2 из воздуха во время освещения листьев. Через листовую камеру просасывался воздух, предварительно прошедший через трубку с натронной известью. Запись показаний газоанализатора свидетельствовала о полноте поглощения CO_2. В период освещения одна из параллельных проб листьев находилась в атмосфере без углекислоты, другая — в нормальных условиях. На рис. 5 приведены несколько типичных опытов этой серии. Оказалось, что ускорение реактивации фотосинтеза светом может происходить и в отсутствие углекислоты. Положительная реакция на свет в атмосфере без углекислоты была отмечена как сразу после воздействия температуры, так и после суточного выдерживания листьев в темноте, т. е. если происходило ускорение реактивации фотосинтеза на свету, то исключение CO_2 из воздуха

не влияло на этот процесс. Положительный эффект имел место как при непрерывном (рис. 5, *3'н*), так и при периодическом освещении (рис. 5, *1'—3'*).

Известно, что листья кукурузы отличаются очень низким углекислотным компенсационным пунктом — меньше 5 ppm (Вознесенский, 1968; Cooper, Tainton, 1968), однако вряд ли будет верным предположение, что положительная реакция на свет определяется реассимиляцией углекислоты, выделенной при дыхании.

Итак, свет положительно влияет на восстановление поврежденной функции; это происходит и в том случае, когда процесс ассимиляции исключен из-за отсутствия углекислоты в воздухе.

Считается, что в отсутствие CO_2 продолжает функционировать циклическое фотофосфорилирование (см.: Simonis, Urbach, 1973). Кроме того, имеются сведения, что циклическое фотофосфорилирование отличается большей, чем нециклическое, устойчивостью к действию высокой температуры (Лютова и др., 1970). Однако если допустить, что циклическое фотофосфорилирование может быть источником энергии при отсутствии ассимиляции CO_2, то столь длительное последействие света (30 мин.), которое наблюдается в наших опытах, исключает возможность объяснения влияния света на репарацию с этих позиций. Действительно, сравнивая скорости реактивации фотосинтеза при непрерывном и периодическом (чередование 30 мин. света и 30 мин. темноты) освещении, мы обнаружили, что эти скорости равны, т. е. в обоих случаях через некоторое время после прогревания листья фотосинтезировали с одинаковой интенсивностью (рис. 3, 5). 30-минутные промежутки темноты не замедляли хода реактивации фотосинтеза. Следовательно, при периодическом освещении та порция света, которую получают листья в период освещения, может обеспечивать высокую скорость процессов репарации в темноте еще в течение 30 мин.

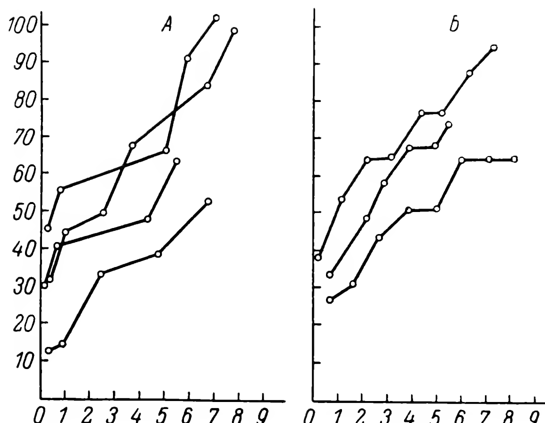
Еще одним свидетельством того, что не фотосинтез ответствен за восстановление его исходной интенсивности, является отсутствие связи между способностью к восстановлению, с одной стороны, и степенью подавления фотосинтеза, а также величиной его исходной интенсивности, — с другой.

Анализируя действие света в первые 10 час. после прогревания, мы обнаружили, что положительная реакция на свет не зависела от степени подавления фотосинтеза повышенной температурой (42, 43 и 44°). Ускорение реактивации фотосинтеза на свету можно было наблюдать при величине остаточного фотосинтеза от 12 до 54%. В то же время в ряде случаев свет не действовал, хотя оставалось после прогревания 30—40% от исходного уровня фотосинтеза. Не обнаружено также корреляции между способностью к восстановлению и исходной интенсивностью фотосинтеза. Реактивация ускорялась в равной мере при освещении листьев с исходной интенсивностью фотосинтеза от 70 до 120 мг CO_2 на 1 г сухого веса в час при одной и той же степени подавления (30% от исходного уровня). В других случаях реакция на свет была различной у листьев, не различающихся по степени подавления и исходной величине интенсивности фотосинтеза. Таким образом, связь между этими характеристиками и способностью листьев к репарации теплового повреждения фотосинтеза не наблюдается. Этот же вывод сделан был нами ранее на основании изучения темновой репарации фотосинтеза (Егорова, 1975).

Если предположить, что свет играет роль триггера, то кратковременного освещения было бы достаточно, чтобы включить предполагаемый неактивный в темноте процесс, который необходим для реактивации фотосинтеза. Нами были проведены опыты, в которых листья освещались ежечасно в течение 5 мин. Если при 30-минутном периодическом освещении полное восстановление фотосинтеза достигалось за 8 час., то у проб, освещавшихся ежечасно в течение 5 мин., фотосинтез после 8 час. составлял лишь половину от исходного уровня. Против триггерной роли света говорит и тот факт, что процесс восстановления фотосинтеза идет с одинаковой

Рис. 6. Замедление хода реактивации фотосинтеза при различных по длительности (*А*) и одинаковых (*Б*) промежутках темноты между измерениями.

Каждой точке предшествует 30-минутное освещение. Условия опыта и обозначение осей те же, что на рис. 2. Подробнее в тексте.



скоростью вне зависимости от того, производилось или нет освещение листьев сразу после воздействия температуры.

Мы склонны думать, что верно третье из приведенных выше предположений. По-видимому, свет активирует какие-то ферментативные реакции, не относящиеся к фотосинтетическому циклу, и в результате происходит более быстрое, чем в темноте, формирование новых или восстановление поврежденных структур.

Из числа выделенных нами составляющих репараторного процесса здесь мы еще не рассмотрели репарацию в темноте. Проведенные нами опыты вскрывают некоторые взаимосвязи между репарацией в темноте и на свету. Прежде всего бросается в глаза, что темновой процесс идет со значительно меньшей скоростью, чем световой. Это видно на приведенных ранее рис. 2—5. Кроме того, в опытах, где периоды освещения перемежались более длительной, чем 30 мин., темнотой, всегда наблюдался перелом кривой, отображающей ход репарации фотосинтеза. Этот перелом происходит, очевидно, вследствие того, что примерно через 30 мин. после выключения света активированный светом быстрый процесс репарации сменяется более медленным темновым (рис. 6, *А*).

Между темновой и световой репарацией, помимо этих чисто количественных (быстрая, медленная), есть и более глубокие качественные различия. В опытах, в которых прослеживался ход реактивации фотосинтеза, наблюдался любопытный факт: иногда два последовательных измерения, проведенные с интервалом в 30 мин., фиксировали одну и ту же интенсивность фотосинтеза (рис. 6, *Б*). Множественное повторение этого факта исключает случайность или влияние «разброса» индивидуальных определений. Создается впечатление, что активная световая репарация поврежденного фотосинтеза как-то сдерживается, лимитируется скоростью темновых процессов или, другими словами, для быстрой репарации на свету необходимо нечто, что накапливается в темновом процессе. Совпадение кривых репарации фотосинтеза при непрерывном и ежечасном 30-минутном освещении доказывает, что в условиях проведения этих опытов скорости темнового (не чувствительного к свету) и светового процессов репарации хорошо «подогнаны» друг к другу. Кроме того, они свидетельствуют, что темновой процесс не зависит от света и равно активен как при освещении листьев, так и в темноте. По-видимому, процесс репарации, который протекает на свету, не может быть только активированной светом темновой репарацией. Скорее всего, темновая и световая репарации представляют собой два не идентичных друг другу процесса.

На основании только феноменологических наблюдений трудно судить о том, какова сущность выделенных нами составляющих сложного комплекса процессов восстановления скорости фотосинтеза, подавленного при прогревании листьев. Однако, учтя всю сумму сведений и мнений, имеющихся по исследованному нами вопросу, можно высказать некоторые предположения. Так, если репараторный процесс действительно осуществляется с участием специализированных ферментов, субстратом действия которых служат претерпевшие тепловое повреждение структуры (Алек-

сандров, Барабальчук, 1972), то можно думать, что процесс приобретения клетками листьев способности к репарации представляет собой синтез этих ферментов. Часть этих ферментов, возможно, связанная с хлоропластами, активируется светом, а часть, может быть, расположенная в цитогеле, нечувствительна к свету.

На основании изложенных выше фактов можно сделать следующие выводы.

1. Повреждение фотосинтеза после кратковременного (10 мин.) прогревания листьев при высокой температуре (42, 43 и 44°) не усиливается светом (8000 лк).

2. Свет может значительно ускорять процесс реактивации фотосинтеза.

3. Положительное действие света не зависит от степени подавления фотосинтеза и величины его исходной интенсивности.

4. Свет может ускорять процесс реактивации фотосинтеза и в том случае, когда ассимиляция исключена из-за отсутствия углекислоты.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. 4. Экспер. бот., 10. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., 41, 7. — Александров В. Я. (1964). Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репараторная способность клеток. Цитология, 6, 2. — Александров В. Я., К. А. Барабальчук. (1972). Репарация теплового повреждения в клетках листьев традесканции, подвергшихся тепловой закалке. Цитология, 14, 11. — Альтергот В. Ф. (1965). Действие повышенных температур и физиологически активных соединений на растения. Доклад-обобщение опубликованных научных работ. Новосибирск. — Вознесенский В. Л. (1968). Об углекислотном компенсационном пункте газообмена у растений. Бот. ж., 53, 5. — Егорова Л. И. (1975). Последействие кратковременного прогревания листьев на фотосинтез. Бот. ж., 60, 7. — Кислюк И. М. (1964). Исследование повреждающего действия охлаждения на клетки листьев растений, чувствительных к холоду. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 168—183. — Ломагин А. Г. (1969). Влияние света на устойчивость растительных клеток к повреждению. Усп. совр. биол., 67, 17. — Ломагин А. Г., Т. А. Антропова. (1965). Повреждающее действие видимого света на листья после прогрева. ДАН СССР, 165, 2. — (Ломагин А. Г., Т. А. Антропова). Lomagin A. G., T. A. Antropova. (1966). Photodynamic injury to heated leaves. Planta, 68, 4. — Лютова М. И., И. М. Кислюк, О. А. Агеева. (1970). Вопросы интерпретации результатов исследования температур на фотохимическую активность хлоропластов. В кн.: Методы исследования фотофосфорилирования : 167—181. — Петров В. Е., Н. Х. Сейфуллина, С. В. Сорвин, М. К. Карабаев. (1975). Энергетика ассимилирующих клеток и фотосинтез. III. Роль света в развитии повреждений, обусловленных экстремальной температурой. Бот. ж., 60, 1. — Семихатова О. А. (1964). Интенсивность и динамика фотосинтеза молодых листьев кукурузы после различной длительности выдерживания их при высокой температуре. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 55—59. — Семихатова О. А. (1974). Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. — Bauer H., W. Larcher, R. B. Walker. (1975). Influence of temperature stress on CO_2-gas exchange. In: Photosynthesis and productivity in different invironments : 557—586. — Benzioni A., C. Itai. (1973). Short- and long-term effects of high temperatures (47—49°) on tobacco leaves. III. Efflux and P^{32} incorporation into phospholipids. Physiol. Plantarum, 28, 3. — Cooper J., N. M. Tainton. (1968). Light and temperature requirements for the growth of tropical and temperate grasses. Herb. Abstr., 38, 3. — Larcher W. (1973). Limiting temperatures for life functions. In: Temperature and life : 195—231. — Simonis W., W. Urbach. (1973). Photophosphorylation in vivo. Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 89. — Taylor A. O., J. A. Rowley. (1971). Plants under climatic stress. I. Low temperatures, high light effects on photosynthesis. Plant Physiol., 47, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 VIII 1975.

SUMMARY

The effect of light (8000 lux) on the process of leaves photosynthesis reactivation in *Zea mays* L. after short-term (10 min.) heat stress (42, 43 and 44°) has been studied. The intensity of photosynthesis was registered by means of an infra-red gas analyzer. It has been found that the illumination of leaves after heat treatement can significantly accelerate the process of photosynthesis recovery, the positive effect of light being independent of the degree of suppression of photosynthesis, the value of its initial intensity and the presence of carbon dioxide in the air. The supposition is made that the reparation of heat injury of photosynthesis includes two processes, one of which takes place in dark, while the other is activated by light.

УДК 581.12 : 58 (571.651.8)

Т. И. Иванова, М. Д. Васьковский

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

T. I. IVANOVA, M. D. VASKOVSKY. RESPIRATION OF PLANTS OF THE WRANGEL ISLAND

Изучена интенсивность дыхания при различной температуре у 30 видов высших растений о. Врангеля, относящихся к 17 семействам. Установлено, что для растений Арктики, как и для других климатических зон, характерно наличие слабо и энергично дышащих растений. Сравнение диапазона интенсивности дыхания растений на о. Врангеля и в других зонах (Ленинградская область, Памир) при одинаковой температуре свидетельствует о большей дыхательной способности арктических видов. Однако при температурах, характерных для условий вегетации близкородственных видов о. Врангеля и Ленинградской области (10 и 20° соответственно), интенсивность дыхания у них одинакова.

Как известно, приспособление растений к крайним условиям существования включает в себя изменение их морфологии и физиолого-биохимических процессов, лежащих в основе их жизнедеятельности. Если морфологические признаки адаптации растений к условиям Крайнего Севера более или менее изучены, то исследования по физиологии находятся лишь в начальной стадии. Особенно слабо изучен процесс дыхания, о котором имеются лишь фрагментарные сведения, опубликованные в нескольких работах. Между тем важнейшая роль дыхания в метаболизме и продуктивности растений требует систематических исследований, в основе которых должно быть изучение воздействия на дыхание ведущего экологического фактора Крайнего Севера — температуры.

Дыхание северных растений изучено настолько мало, что даже нет ясности в том, сильнее или слабее они дышат по сравнению с растениями других климатических зон (и в каких диапазонах температур). Существуют две точки зрения по этому вопросу. Рассел (Russel, 1948) и Уоррен Уилсон (Warren Wilson, 1966) считают, что слабое, практически весь вегетационный период заторможенное низкой температурой дыхание арктических растений является причиной их малого роста и низкой продуктивности. По мнению других авторов (Гребинский, 1946; Семихатова, 1956, 1959; Hiesey, Milner, 1965; Bliss, 1971; Mooney, 1972; Pisek, 1973), на Севере, как и в других крайних условиях, например в высокогорьях, растения при низкой и умеренной температурах имеют более интенсивное дыхание, чем растения южных широт и равнин. Высокая интенсивность дыхания при низкой температуре, по мнению ряда исследователей, является показателем адаптации растений Арктики и высокогорий к экологическим условиям. Однако прямых доказательств этой точки зрения мало.

Мюллер (Müller, 1928) одним из первых изучал дыхание северных растений. Он определил интенсивность дыхания трех видов растений Гренландии (68° с. ш.) при температуре 0, 10 и 20°. Позднее Штокер (Stocker, 1935) сравнил с данными Мюллера результаты своих измерений интенсивности дыхания листьев тропических деревьев о. Ява. При этом сначала сопоставлялась дыхательная способность растений, т. е. интенсивность дыхания при одинаковой температуре, затем были найдены температуры,

при которых интенсивность дыхания растений этих климатических зон была примерно одинакова. Оказалось, во-первых, что дыхательная способность арктических растений в определенном интервале температур, по крайней мере до 20°, выше, чем у тропических. Во-вторых, выяснилось, что интенсивность дыхания, определенная у листьев двух северных кустарничков (*Salix glauca* и *Betula nana*), при 10° примерно равна интенсивности дыхания листьев тропических деревьев при 30°. Наиболее детально дыхание арктических растений изучил Уэджер (Wager, 1941). Он определил интенсивность дыхания 15 видов растений Гренландии в интервале температур 0—40° в зимний и летний периоды. Для сравнения Уэджер измерил дыхание двух видов — *Saxifraga oppositifolia* и *Empetrum nigrum* — на широте Дублина (Ирландия) и сделал вывод, что интенсивность дыхания арктических растений выше при всех температурах. К сожалению, Уэджер определял интенсивность дыхания либо стеблей, либо листьев, но редко тех и других органов одновременно, поэтому полученный им большой экспериментальный материал лишь частично сравним с результатами других авторов, как правило, изучавших дыхание листьев. Из данных Уэджера следует, что дыхательная способность арктических растений лишь иногда превышает дыхательную способность растений умеренной зоны, но чаще заметно не отличается от нее.

Более строгое сопоставление дыхания растений различных климатических зон было проведено П. Шоландером с сотрудниками (Scholander P. и др., 1952). Они исследовали дыхание арктических и тропических лишайников при температуре от 0 до 40° и в этом интервале в большинстве случаев обнаружили довольно близкое совпадение интенсивности дыхания северных и южных видов. Только при сравнении родственных видов из сем. *Peltigeraceae* и *Stictaceae* наблюдалась заметная разница: дыхательная способность у арктических лишайников была выше, чем у лишайников тропических, а интенсивность дыхания арктических видов при 10° практически равнялась интенсивности дыхания тропических при 20°. Позднее С. Шоландер и Кэнуишер (Scholander S., Kanwisher, 1959) сопоставили интенсивность дыхания 9 видов высших и низших растений в разных точках их ареалов (58° 10′ и 41° 30′ с. ш.). Разница в интенсивности дыхания между растениями одного и того же вида, обитающими на разной широте, в большинстве случаев обнаружена не была. Только для двух видов — *Lycopodium annotinum* и *Equisetum sylvaticum* — дыхательная способность была выше у особей тех же видов, обитающих севернее. Унгерсон и Шердин (Ungerson, Scherdin, 1964) провели измерения дыхания у *Betula nana* в пяти различных географических пунктах Финляндии и Норвегии (57, 60, 61, 69 и 71° с. ш.). Они не обнаружили зависимости интенсивности ее дыхания от широты. Крюгер (цит. по: Hiesey, Milner, 1965) также не нашел разницы в интенсивности дыхания южной и северной рас *Pseudotsuga menziesii*. Бурдо (Bourdeau, 1963) измерил дыхание *Pinus strobus* в пяти точках естественного ареала (от 35 до 47° с. ш.) в Северной Америке. Он отметил, что хотя до температуры 30° интенсивность дыхания у южной и северной рас этого вида одинакова, однако при дальнейшем повышении температуры интенсивность дыхания южной расы становится выше. Таким образом, на основании рассмотренных работ нельзя сделать вывод, что дыхание растений холодных зон всегда выше, чем у видов из более теплых зон.

Представление об интенсивном дыхании растений в высоких широтах, вегетация которых проходит при низкой температуре, согласуется с результатами, полученными в работах по акклимации растений в условиях разных температурных режимов, а также при изучении дыхания растений высокогорий. В этих работах убедительно показано, что по мере увеличения высоты местообитания интенсивность дыхания возрастает. Увеличение скорости дыхания происходит у разных видов в разной степени; в частности слабодышащие растения увеличивают его сильнее (Семихатова, 1956). Попытки объяснить механизм усиления дыхания с увеличением высоты и выяснить его природу привели к появлению исследований

дыхания на выделенных митохондриях (Klikoff, 1966; Billings и др., 1971). В этих работах показано, что митохондрии, выделенные из листьев растений, произрастающих на большей высоте и окисляют сукцинат с большей интенсивностью. Однако результаты работ на изолированных органеллах не могут быть прямо перенесены на интактную ткань, и интерпретация их достаточно сложна (Семихатова, 1966; Жолкевич, 1968), поэтому данные, полученные в этих исследованиях, не могут быть приняты в качестве однозначного подтверждения тезиса об усилении дыхания растений в горах. Работы же по акклимации растений в условиях разных температур показали следующее: при акклимации к низкой температуре в ряде случаев дыхание усиливается (Mooney, Billings, 1961; Bjorkman, Holmgren, 1963; Chatterton и др., 1970; Billings и др., 1971), однако у некоторых видов растений дыхание при этом не изменялось (Mooney, West 1964; Strain, Chese, 1966).

Целью нашего исследования было определение дыхательной способности листьев арктических растений при температуре, характерной для их вегетации, а также изучение температурной зависимости их дыхания.

Эта работа является частью программы изучения тундрового биома, проводимого Полярной комплексной экспедицией Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Природные условия, объекты и методика исследования

Работу мы проводили на о. Врангеля в районе бухты Роджерс (70° с. ш., 178° з. д.) в июне—августе 1973 г. Климат острова морского типа с суровой и длительной зимой. Средняя температура января — —23.3, июля — +2.4, среднегодовая — —11.3°. Погодные условия вегетационного периода 1973 г. были типичными для о. Врангеля.

О. Врангеля относится к подзоне арктических тундр (Петровский, 1967). Флора острова насчитывает 312 видов сосудистых растений, около 80% из них — арктические виды, 10% — высокоарктические, остальные — гипоарктические и бореальные. Однако в районе бухты Роджерс Л. И. Китсинг, Т. М. Королева и В. В. Петровский (1974) нашли лишь 189 видов, относящихся к 26 семействам и приуроченных к площади 64 км^2, причем, как они отмечают, из этого списка примерно половина видов встречается «не часто», «редко», «очень редко» и «единично».

Площадь наших сборов составляла примерно 5 км^2. Это приморская терраса, занятая в основном разнотравно-осоково-моховыми, осоково-пушицевыми и пятнистыми щебнистыми тундрами. Нами исследовано дыхание при разных температурах у 30 видов высших растений, относящихся к 17 семействам. Большинство исследованных видов — доминирующие в фитоценозах данного участка.

Объектами исследования служили листья растений, находившихся в фазе цветения. Интенсивность дыхания определяли манометрическим методом. Сбор материала вели по всей площади, благодаря чему средняя проба состояла из листьев растений, росших на участках, различающихся по экспозиции, увлажнению и другим условиям.

Растительный материал до опыта, чтобы избежать потери воды, хранился в воде или в мокрой фильтровальной бумаге в зависимости от степени влаголюбивости исследуемого вида. У розеточных растений при сборе розетки срезали целиком, помещали в воду и в опыт брали нижние, окончившие рост листья. У представителей сем. *Gramineae*, *Ranunculaceae* и *Leguminosae* срезали и сразу же помещали во влажную фильтровальную бумагу только листья, у *Dryas punctata* срезали облиственные побеги. Для определения дыхания при каждой температуре брали свежие пробы. Об отсутствии подсыхания листьев в течение опыта судили прямо — по совпадению веса пробы до и после экспозиции — и косвенно — по динамике дыхания. При измерении дыхания при низкой температуре (5—15°) материал перед опытом хранили при 5—10°, если же измерения про-

водились при температуре выше 15°, листья предварительно выдерживали в комнате при 20—22° в течение 1—2 час. В опыт брали 5—6 параллельных проб листьев каждого вида. Дыхательная способность при 25° определялась 2—3 раза в течение сезона, а при других температурах, как правило, 1 раз.

Результаты исследований

Как было сказано выше, мы определяли интенсивность дыхания при температуре, характерной для вегетационного периода. Массовая вегетация и цветение большинства видов растений о. Врангеля происходят в июле, средняя температура которого по имеющимся данным (на высоте 2 м) равна 2.4°. Измерения, проведенные Т. В. Герасименко (1974) и нами, показали, что температура воздуха в приземном слое на высоте 5 см выше на 2—6°. Температура листьев на этой высоте не ниже температуры воздуха, а часто превышает ее. Отдельные измерения в солнечные безветренные дни зарегистрировали температуру листьев порядка 15—18°, поэтому с большой долей вероятности можно принять, что среднесуточной температурой, при которой происходит вегетация растений о. Врангеля, является 10°.

В табл. 1 представлены результаты измерений интенсивности дыхания при 10°. Из этих данных следует, что в Арктике, как и в других климатических зонах, встречаются виды как с низким, так и с высоким дыханием. Низкая интенсивность дыхания при расчете на сырой вес (0.11—0.17 мг CO_2/г сыр. веса/час) присуща группе суккулентов с толстыми сочными кожистыми листьями. При расчете на другие параметры — сухой вес и площадь листа — величина их дыхания оказывается близка к величине дыхания других арктических растений. Наибольшую интенсивность дыхания мы обнаружили у *Astragalus umbellatus* из сем. *Leguminosae* (0.6 мг CO_2/г сыр. веса/час) и *Potentilla emarginata* из сем. *Rosaceae* (0.5 мг CO_2/г сыр. веса/час). Известно, что представители этих семейств отличаются высокой интенсивностью дыхания и в других климатических зонах (Семихатова, 1961, Алексеева, 1968; Захарьянц и др., 1971). У большинства исследованных нами видов интенсивность дыхания при 10° находится в пределах 0.28—0.45 мг CO_2/г сыр. веса/час. При расчете на сухой вес диапазон интенсивности (минимальное—максимальное значения интенсивности дыхания исследованных видов при определенной температуре) увеличивается и равен 0.90—3.2 мг CO_2/г сух. веса/час. Виды гипоарктические — *Nardosmia frigida* и *Arctagrostis arundinacea* — не отличаются по интенсивности дыхания от арктических.

Мы не обнаружили какой-либо связи между интенсивностью дыхания и фенологией изучаемых растений: виды, начинающие вегетировать раньше, и виды, вегетирующие позже, имеют близкую величину дыхательной способности при 10°. Такие же величины дыхания арктических растений при температуре 10° найдены и другими исследователями (Wager, 1941; Tieszen, 1970, 1973). Совпадение интенсивности дыхания близкородственных видов рода *Dryas* обнаружено при сравнении наших данных с данными Мэйо (Mayo и др., 1973), полученными на о. Девон (74°30′ с. ш.), соответственно 5.5 и 4.9 мг CO_2/г сыр. веса/час при 30°. Вместе с тем найденная нами интенсивность дыхания *Oxyria digyna* (2.7 мг CO_2/г сух. веса/час) несколько расходится с величиной, полученной Биллингсом и Муни (Billings, Mooney, 1968), — 4.15 мг CO_2/г сух. веса/час, но полностью согласуется с результатами Уэджера (Wager, 1941), полученными на этом же объекте при 10° (по Уэджеру — 0.31 и по нашим данным — 0.32 мг CO_2/г сыр. веса/час).

Попытаемся установить, различаются ли величины дыхательной способности растений о. Врангеля и растений умеренной зоны. К сожалению, как у нас, так и в литературе (Pisek, Knapp, 1959; Larcher, 1969) мало данных о дыхании дикорастущих растений умеренной зоны при низкой температуре. Кроме того, среди изученных растений умеренной зоны очень мало видов, родственных исследованным арктическим. Поэтому нам при-

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность дыхания листьев растений острова Врангеля
(температура измерения +10° С)

Семейство и вид	Мкл O_2/г сыр. веса/час	Мг CO_2/г сыр. веса/час	Мг CO_2/г сух. веса/час	Мг CO_2/дм²/час
Gramineae				
Arctagrostis arundinacea	225	0.44	1.5	0.9
Alopecurus alpinus	240	0.46	2.0	1.1
Polygonaceae				
Oxyria digyna	130	0.32	2.7	1.7
Ranunculaceae				
Caltha arctica	145	0.28	2.0	1.1
Oxygraphis glacialis	180	0.34	2.0	1.3
Ranunculus sulphureus	145	0.28	1.7	—
Papaveraceae				
Papaver polare	145	0.28	1.1	—
Cruciferae				
Parrya nudicaulis	200	0.40	3.2	—
Rosaceae				
Potentilla emarginata	250	0.50	1.8	2.1
Dryas punctata	235	0.42	1.1	1.1
Leguminosae				
Astragalus umbellatus	320	0.62	2.8	1.4
Oxytropis tschuktschorum	160	0.30	0.9	0.9
Primulaceae				
Primula tschuktschorum	200	0.40	3.0	—
Scrophulariaceae				
Lagotis minor	210	0.40	2.2	1.8
Compositae				
Nardosmia frigida	210	0.40	1.9	1.3
Saxifragaceae				
Chrysosplenium wrightii	75	0.15	1.3	—
Portulacaceae				
Claytonia arctica	90	0.17	2.1	1.0
Crassulaceae				
Rhodiola rosea	60	0.11	1.7	0.9

шлось проводить сопоставление диапазонов интенсивности дыхания растений сравниваемых климатических зон. Необходимо отметить, что сравниваемые данные должны относиться к одной и той же фазе развития растений, а растения — принадлежать к одной и той же жизненной форме.

Сравним данные дыхательной способности растений о. Врангеля с имеющимися в литературе сведениями о дыхании растений умеренной зоны. Г. Д. Леина (неопубликованные данные) провела в 1961 г. определение

интенсивности дыхания листьев 14 видов травянистых растений Ленинградской области (*Allium galanthum*, *Achillea millefolium*, *Brunella vulgaris*, *Convolvulus arvensis*, *Erodium cicutarium*, *Lamium purpureum*, *L. album*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago major*, *Potentilla intermedia*, *P. anserina*, *Tanacetum vulgare*, *Tussilago farfara*, *Veronica* sp). Измерения были сделаны в фазу цветения, так же как и у наших объектов. Как и мы, Леина использовала манометрический метод, поэтому ее данные особенно подходят для наших сопоставлений. Однако Леина работала с видами, не родственными арктическим. Значения дыхательной способности изученных ею видов при 10° лежат в пределах 40—150 мкл O_2/г сыр. веса/час, что значительно ниже дыхательной способности растений о. Врангеля (табл. 1), которая составляет 130—320 мкл O_2/г сыр. веса/час без учета слабодышащих суккулентов — *Rhodiola rosea*, *Claytonia arctica*, а также *Chrysosplenium wrightii*.

Сравнение наших данных с результатами других авторов (Pisek, Knapp, 1959; Леина, неопубликованные данные; Larcher, 1969) свидетельствует о том, что и при 20° дыхательная способность арктических растений превышает таковую растений умеренного климата.

Наглядное представление об уровне дыхания растений о. Врангеля дает сравнение его с дыханием растений Памира (Семихатова, 1965), жизнедеятельность которых протекает в крайне суровых климатических условиях. В табл. 2 сопоставлена дыхательная способность близкородственных видов растений этих местообитаний при 15°, измеренная в обоих случаях совершенно одинаково, что исключает влияние на результат метода определения дыхания и отбора проб. Дыхательная способность у растений о. Врангеля выше, чем у родственных им памирских растений в 1.5—3 раза. По-видимому, растения Арктики в определенном интервале температур действительно имеют более высокую дыхательную способность, чем растения умеренной зоны и даже высокогорий.

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность дыхания близкородственных видов растений, произрастающих на Памире и на острове Врангеля
(температура измерения дыхания + 15° C)

Вид	О. Врангеля	Памир
	мкл O_2/г сыр. веса/час	
Primula tschuktschorum	350	—
P. pamirica	—	120
Potentilla emarginata	390	—
P. multifida	—	240
Oxytropis tschuktschorum	390	—
O. chiliophylla	—	300
Astragalus umbellatus	500	—
A. borodinii	—	180
A. chadjanensis	—	320

Однако сравнение интенсивности дыхания растений разных климатических зон можно проводить и иначе, сопоставляя эти величины при температуре, характерной для периода вегетации в данной зоне. Для о. Врангеля эта температура составляет, как упоминалось выше, в среднем 10° (в фазу цветения), а для умеренной зоны — 15—20°. Сравним наши данные снова с данными Леиной для умеренной зоны. Интенсивность дыхания растений о. Врангеля (исключая суккуленты) при 10° находится в диапазоне 130—320 мкл O_2/г сыр. веса/час, а интенсивность дыхания 14 изученных видов умеренной зоны при 18° составляет 100—330 мкл O_2/г сыр. веса/час. Таким образом, диапазоны интенсивности дыхания

у растений этих климатических зон в температурных условиях, характерных для их вегетации, совпадают. Следовательно, интенсивность дыхания северных растений при температуре их вегетации приблизительно равна интенсивности дыхания изученных растений умеренной зоны при температуре, характерной для периода их вегетации.

Наиболее надежным является сравнение величин дыхания близкородственных видов из разных климатических зон. Из наших данных, приведенных в табл. 3, видно, что интенсивность дыхания арктических растений при 15° примерно одинакова с таковой у близкородственных видов умеренной зоны при 25°.

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность дыхания растений близкородственных видов в условиях севера (о. Врангеля) и в умеренной зоне (Ленинградская область)

Вид	О. Врангеля		Отрадное, Ленинградская обл.	
	при 15° С		при 25° С	
	мкл O_2	мг CO_2	мкл O_2	мг Co_2
	г сыр. веса, час			
Caltha arctica	210	0.41	—	—
C. palustris	—	—	200	0.39
Ranunculus sulphureus	240	0.47	—	—
R. auricomus	—	—	200	0.39
R. flammula	—	—	300	0.58
Alopecurus alpinus	330	0.64	—	—
A. pratensis	—	—	390	0.76
Potentilla emarginata	385	0.75	—	—
P. erecta	—	—	425	0.89
P. argentea	—	—	580	1.13
P. anserina	—	—	450	0.88
Rhodiola rosea	110	0.21	—	—
R. rosea[1]	—	—	120	0.23
Chrysosplenium wrightii	170	0.33		—
Ch. alternifolium	—	—	180	—
Nardosmia frigida	305	0.60	—	—
N. officinalis	—	—	390	0.76

[1] Кавказский вид, выращиваемый в Отрадном с 1969 г.

Таким образом, высокую интенсивность дыхания имеют растения, обитающие в условиях более низкой температуры, причем это обнаруживается при измерении дыхания при температурах до 25°.

Полученные нами результаты и их сопоставление с литературными данными подтверждают положение, выдвинутое Штокером (Stocker, 1935), что при температуре, характерной для условий вегетации, интенсивность дыхания растений разных климатических зон имеет близкие значения.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. (1968). Дыхание растений Юго-Западного Кызылкума. Автореф. канд. дисс. — Герасименко Т. В. (1974). Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о. Врангеля. Автореф. канд. дисс., Л. — Гребинский С. О. (1946). Дыхание растений в свете современных данных. Усп. совр. биол., 22, 1 : 75—97. — Жолкевич В. Н. (1968). Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. — Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. — Китсинг Л. И., Т. М. Королева, В. В. Петровский. (1974). Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс (остров Врангеля). Бот. ж., 59, 7 : 1002—1013. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части о. Врангеля.

Бот.ж., 52, 3 : 332 — 343. — Семихатова О. А. (1956). Об изменении дыхания растений Памира от резкой смены температур. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 11 : 62—96. — Семихатова О. А. (1959). О температурной зависимости дыхания высокогорных растений Восточного Памира. Тр. БИН АН СССР, сер. I, экспер. бот., 13 : 91—111. — Семихатова О. А. (1961). Изучение дыхания эфемеров и эфемероидов Южных Кызылкумов. В кн.: Пастбища Узбекистана. — Семихатова О. А. (1965). О дыхании высокогорных растений. Пробл. бот., 7 : 142—159. — Семихатова О. А. (1966). О возможности использовать изолированные митохондрии для оценки энергетической эффективности дыхания клеток и тканей. Цитология, 8, 6 : 689—702. — Billings W. D., P. Y. Goodfrey, F. F. Chabot, D. P. Bourque. (1971). Methabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. Arct. a. Alpine Res., 3, 4 : 277—289. — Billings W. D., H. A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 43 : 481—529. — Björkman O., P. Holmgren. (1963). Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol. Plantarum, 16, 4 : 889—913. — Bliss L. C. (1971). Arctic and alpine life cycles. Ann. Rev. Ecol. System, 2 : 405—438. — Bourdeau P. F. (1963). Photosynthesis and respiration on *Pinus strobus* L. seedlings in relation to provenance and treatment. Ecology, 44, 4 : 710—716. — Chatterton N. J., C. M. McKell, B. R. Strain. (1970). Intraspecific differences in temperature-induced respiratory acclimation of desert saltbush. Ecology, 51, 3 : 545—577. Hiesey W. M., H. W. Milner. (1965). Physiology of ecological races and species. Ann. Rev. Plant Physiol., 16 : 203—216. — Klikoff L. G. (1966). Temperature dependence of the oxidative rate of mitochondria in *Danthonia intermedia*, *Penstemon davidsonii* and *Sitanion hystrix*. Nature, 212, 5061 : 529—530. — Larcher W. (1969). The effect of environmental and physiological variable on the carbon dioxide gaz exchange of trees. Photosynthetica, 3, 2 : 167—198. — Mayo J. M., D. G. Despain, E. M. van Zinderen Bakker, Jr. (1973). CO_2 assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island. Northwest Territories. Canad. J. Bot., 51, 3 : 581—588. — Mooney H. A. (1972). Carbon dioxide exchange of plants in environment. Bot. Rev., 38, 3 : 455—469. — Mooney H. A., W. D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine plants of populations of *Oxyria digyna*. Ecol. Monogr., 31, 1 : 1—29. — Mooney H. A., M. West. (1964). Photosynthetic assimilation of plants of divers origin. Amer. J. Bot., 51, 8 : 825—287. — Müller D. (1928). Die Kohlensäureassimilation bei Arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6, 1 : 22—39. — Pisek A. (1973). Temperature and life. — Pisek A., H. Knapp. (1959). Zur Kenntnis der Respirationsintesktät von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. Berichte Deutsch. Bot. Ges., 72, 7 : 277—294. — Russel R. S. (1948). The effect of arctic and high mountain climates on harbohydrate content of *Oxyria digyna*. J. Ecology, 36, 2 : 91—95. — Scholander P. F., E. Flagg, V. Walters, L. Irving. (1952). Respiration in some arctic and tropical lichens in relation to temperature. Amer. J. Bot., 39, 10 : 707—713. — Scholander S. I., J. Kanwischer. (1959). Latitudinal effect on respiration in some northern plants. Plant Physiol., 34, 5 : 574—576. — Stocker O. (1935). Assimilation un Atmung westjavanischer Tropenbäume. Planta, 84, 3 : 402—445. — Strain B. R., V. C. Chese. (1966). Effect of past and prevailing temperatures on the carbon dioxide exchange capacities of some woody desert perenniales. Ecology, 47, 5—6 : 1043—1048. — Tieszen L. L. (1970). Primary production and photosynthesis at Barrow, Alaska. A report on the photosynthesis and primary production projects at the Barrow intensive site. — Tieszen L. L. (1973). Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. Arct. a. Alpine Res., 5, 3 : 239—251. — Ungerson J., G. Scherdin. (1964). Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthesis und der Atmung bei *Betula nana* L. in Fennoskandien. Ann. Bot. Zool. Soc. «Vanamo», 35, 3 : 1—36. — Wager H. G. (1941). On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New Phytologist, 40, 1 : 1—19. — Warren Wilson J. (1966). An analysis of plant growth and its control in arctic environments. Ann. Bot., 30 : 383—402.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1975.

SUMMARY

Respiration intensity (RI) at different temperatures has been studied in 30 species of higher plants of the Wrangel Island belonging to 17 families. In 18 species the dependence of respiration on temperature has been evaluated in the temperature range from +10 to +45°C.

The comparison of the span of respiration intensities for the plants studied in Leningrad region, in the Pamirs and in the Arctic zone at the same temperature testifies to greater respiratory capacity of the latter. The comparison of RI in closely related species from the Wrangel Island and from the Leningrad region at temperatures typical for their vegetation periods demonstrated that their RI is identical in both cases.

УДК 537.533.35 : 576.3/4 : 581.141/142 : 582.572.2

Г. А. Комар

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК СЕМЕННЫХ ПРИДАТКОВ (ЭЛАЙОСОМОВ) *SCILLA SIBIRICA, SCILLA TISCHTSCHENKOANA* И *CHIONODOXA GIGANTEA* (*LILIACEAE*)

G. A. KOMAR. THE ULTRASTRUCTURE OF SEED APPENDAGES (ELAIOSOMES) IN *SCILLA SIBIRICA, SCILLA MISCHTSCHENKOANA* AND *CHIONODOXA GIGANTEA (LILIACEAE)*

Ультраструктура клеток семенных придатков *Scilla sibirica*, *S. mischtschenkoana* и *Chionodoxa gigantea* сходна с ультраструктурой терпеноидогенных клеток. Типичная клетка сформированного элайосома изучаемых видов характеризуется богатством органелл, хорошо развитым агранулярным ретикулумом в виде скоплений ветвистых трубочек и пузырьков, неравномерно распределяющихся по клетке, наряду с менее развитым гранулярным ретикулумом; наличием крупных чашевидных и амебоидных лейкопластов с ретикулярными обкладками и крупных микротел, наличием большого количества ломасом и мультивезикулярных тел, а также митохондрий с развитыми кристами; наличием липидных капель.

Есть некоторые отличия у *Scilla* и *Chionodoxa* в форме митохондрий, характере пластидома, распределении дендритов в кутикуле и характере вакуолизации.

Семенные придатки (ариллусы по морфологической природе) являются одним из интересных приспособлений растений к зоохории. Для семян довольно большой группы лилейных (группа мирмекохоров), представители которой нами исследовались, характерно наличие элайосомов — семенных придатков, богатых жирными маслами (Sernander, 1906).

Ультраструктура семенных придатков почти совсем не описана. Единственная работа по ультраструктуре ариллусов у *Taxus baccata* (Camefort, 1964) посвящена в основном изменению структуры пластид в ходе созревания ариллусов. Автор отмечает, что во время созревания ариллуса и изменения его цвета система гран хлоропласта дезорганизуется. Хлоропласты превращаются в хромопласты. Появляется много осмиофильных пластоглобул.

Семенные придатки лилейных активно растаскиваются и поедаются муравьями. Эксперименты (Sernander, 1906) показали, что муравьи, по-видимому, ориентируются по запаху и быстро находят семена с элайосомами. Поэтому можно предположить, что семенные придатки содержат еще эфирные масла.

В последнее время возрос интерес к электронномикроскопическому изучению клеток, синтезирующих липофильные вещества, в том числе и эфирные масла. Исследования показали, что эти клетки имеют весьма специфическую ультраструктуру. Наиболее полно и обобщенно особенности этой ультраструктуры освещены в работах А. Е. Васильева (1966, 1969а, б, 1970, 1973) и Шнепфа с соавторами (Schnepf, 1969а, б, в, г, д; Wollenweber, Schnepf, 1970; Wollenweber и др., 1971, и др.). Исследование ультраструктуры элайосомов лилейных, распространяемых муравьями, может выявить ряд особенностей, позволяющих судить об их функциональном значении.

Задачей настоящей работы является сравнительное изучение ультраструктуры элайосомов трех представителей сем. *Liliaceae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучалась ультраструктура основной ткани и эпидермиса элайосомов *Scilla sibirica* Haw. s. l., *S. mischtschenkoana* Grossh. и *Chionodoxa gigantea* Whitt. на различных фазах развития семезачатков: с 6—8-клеточным зародышем, многоклеточным зародышем и у зрелых семян.

Термины «элайосом» и «ариллус» употребляются в данном случае как синонимы для обозначения одних и тех же семенных придатков.

Фиксация осуществлялась в тепле 3%-м раствором глютаральдегида (2—3 часа) с дофиксацией 1%-м раствором осмиевой кислоты (2.5—3 часа). Кроме того, проводилась фиксация 2%-м раствором перманганата калия на холоде (2 часа). Материал заливался в эпон. Контрастирование осуществлялось уранилацетатом (при проводке и на сетках), а также цитратом свинца (на сетках). Срезы приготовлялись на ультрамикротоме Райхерта.

При исследовании использовались электронные микроскопы Тесла BS-242 и Джем-7А.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Scilla sibirica

Элайосомы семян *Scilla sibirica* образуются после оплодотворения за счет разрастания области экзостома (Комар, 1973). В зрелом состоянии они имеют вид белого нежного столбикообразного придатка, выделяющегося на фоне темно окрашенного семени. Связь элайосома с семенем осуществляется через проводящий тяж, проходящий по фуникулусу. Клетки сообщаются друг с другом с помощью плазмодесм.

Начнем с описания элайосома в фазе зрелого семени, как наиболее полно отражающей его функциональное состояние.

Основная ткань семенных придатков состоит из довольно крупных паренхимных клеток с многочисленными межклетниками разнообразной формы, обусловливающими их белый цвет. Оболочки клеток несколько извилистые, тонкие, цитоплазма располагается узким постенным слоем. Ядра занимают большую часть объема клетки, прижаты к радиальной стенке, вытянутые или округлые, содержат большие глыбки хроматина, имеют несколько ядрышек. Шпета (Speta, 1971) отмечает, что ткань семенных придатков полиплоидна. Бросается в глаза структурная гетерогенность клеток, более или менее насыщенных органеллами, с плотной или прозрачной гиалоплазмой.

Хондриом представлен многочисленными довольно крупными (~1.1 мкм) митохондриями (до 20—30 на срез клетки). Распределены они довольно равномерно в цитоплазме, срезы их имеют овальную форму. Внутренняя мембранная система развита довольно сильно. Многочисленные узкие правильные кристы занимают основную часть площади сечения митохондрии (фиксация глютаральдегидом с постосмием).

Пластидом на этой фазе представлен крупными лейкопластами (от 1.6 до 3.5 мкм в диаметре), до 20 на срез клетки, овальной, амебоидной, чашевидной или иногда совсем причудливой формы. Мембранная система лейкопластов развита слабо: иногда встречаются одиночные короткие ламеллы и немногочисленные пузырьки. В сравнительно плотной строме лейкопластов имеется довольно много рибосом, встречаются осмиофильные глобулы. Кроме того, лейкопласты содержат темные однородные включения, возможно, белковой природы. Зачастую лейкопласты окружены цистернами эндоплазматического ретикулума (рис. 1 и 2, *3*, см. вклейки).

Эндоплазматический ретикулум представлен в основной ткани семенных придатков агранулярной и гранулярной формами. Длинные цистерны гранулярного ретикулума вытянуты обычно параллельно оболочке. Иногда отдельные его элементы разбросаны в клетке беспорядочно, изредка встречаются скопления цистерн гранулярного ретикулума у проводящих

пучков. Немногочисленные рибосомы располагаются вдоль цистерн гранулярного ретикулума неравномерно. Часто можно видеть переходы от гранулярного к агранулярному ретикулуму.

Агранулярный ретикулум на этой стадии развития элайосомов представлен довольно большими скоплениями, неравномерно распределенными вдоль постенного слоя цитоплазмы. Он имеет вид ветвистых коротких трубочек и пузырьков неправильной формы (рис. 2, *1*). Агранулярный ретикулум занимает в клетках больший объем, чем гранулярный.

Наблюдаются картины, когда элементы гранулярного ретикулума, замыкаясь в кольцо, отграничивают участки гиалоплазмы со скоплением рибосом и некоторых других органелл (цитосегресомы). Как уже говорилось, иногда они образуют обкладку вокруг пластид. Отмечены довольно частые случаи отделения от ретикулярных цистерн сероватых пузырьков, имеющих электронноплотное хлопьевидное содержимое (первичные лизосомы). Эти пузырьки отличаются от пузырьков Гольджи каплевидной формой. Изредка встречаются вакуолеобразные расширения с мембранами ретикулума, свободными от рибосом. Часть пузырьков Гольджи и пузырьков эндоплазматического ретикулума изливает свое содержимое в цитоплазматические вакуоли. Эти вакуоли, по-видимому, являются вторичными лизосомами.

Аппарат Гольджи на этой фазе представлен диктиосомами (обычно 6—7 на срез клетки), состоящими из 5—7 искривленных ламелл, с ясно выраженной полярностью, и многочисленными пузырьками Гольджи, разбросанными неравномерно по всей цитоплазме. Довольно много пузырьков Гольджи встречается у плазмалеммы. Пузырьки Гольджи имеют разный размер и различное содержимое. Пузырьки большей частью сравнительно мелкие, правильной формы, с электронноплотным хлопьевидным содержимым (фиксация глютаральдегидом-осмием). При отхождении от периферии диктиосом размер их увеличивается. Некоторые пузырьки достигают очень большой величины. Часть пузырьков Гольджи с хлопьевидным содержимым изливается в цитоплазматические вакуоли, часть изливается, по-видимому, за плазмалемму. Активность аппарата Гольджи умеренная. Очевидно, происходит небольшое накопление полисахаридов в виде слизи в вакуолях и частично за плазмалеммой.

Гиалоплазма клеток зрелого элайосома не очень плотная. Рибосом не особенно много. Есть клетки и с совсем прозрачной гиалоплазмой. При фиксации глютаральдегидом видно, что рибосомы собраны в полисомы. Внутри тяжей цитоплазмы довольно часто встречаются мелкие цитоплазматические вакуоли. Некоторые из них образуются за счет вакуолеобразного расширения элементов гранулярного ретикулума. По мере созревания семенного придатка вакуолизация его клеток сильно возрастает.

Плазмалемма на всех фазах развития клеток ариллуса, в том числе в фазе зрелости, имеет неправильный контур. Часто наблюдаются ее инвагинации в цитоплазму. Инвагинации, содержащие трубчатые и везикулярные элементы, образуют ломасомы.

На стадии зрелого плода в клетках семенных придатков часто встречаются **мультивезикулярные тела.** Иногда они имеют довольно крупные размеры (до 1 мкм и более), иногда сравнительно малы и содержат лишь несколько везикул.

В стадии зрелости в клетках ариллуса имеется довольно много сравнительно крупных **микротел.** Часто встречаются и **липидные капли.**

Эпидермальные клетки ариллуса *S. sibirica* в фазе зрелого семени имеют меньший размер, чем клетки основной ткани, вытянуты вдоль поверхности, снабжены папиллами. Наружная оболочка эпидермальных клеток утолщена и покрыта тонким слоем кутикулы. Кутикула пронизана дендритами (рис. 3, *2*, см. вклейки). Этот факт очень интересен, так как до сих пор наличие дендритов отмечалось лишь в кутикуле эпидермиса листа (Maier, 1968; Мирославов, Жигар, 1973) и нектарников (Васильев, 1969б). Дендриты рассматриваются как пути, по которым передвигается

вода с растворенными в ней веществами. По мнению Е. А. Мирославова и М. П. Жигар, дендриты обусловливают повышение проницаемости кутикулы во влажных условиях.

Эпидермальные клетки ариллуса быстрее дифференцируются по сравнению с клетками основной ткани, сильнее вакуолизированы, содержат несколько больше митохондрий и лейкопластов самой разнообразной формы, у них явно более активен аппарат Гольджи (рис. 3, *1*). Наблюдаются много крупных пузырьков Гольджи с хлопьевидным содержимым и до 10—15 диктиосом на срез клетки. По-видимому, накопление полисахаридов слизи в вакуолях эпидермальных клеток более сильное, чем в основной ткани. Более развит и агранулярный ретикулум.

На ранней фазе развития семени (стадия 4—6-клеточного зародыша) клетки элайосома напоминают меристематические: гиалоплазма электронноплотная, рибосом довольно много, эндоплазматический ретикулум развит слабо и представлен в основном гранулярной формой, имеются немногочисленные митохондрии (15—20 на срез клетки, размер ~0.8 мкм) и лейкопласты с плотной стромой (до 5—6 на срез клетки). Лейкопласты в этой фазе развития элайосома очень похожи на митохондрии, обычно такого же размера. Но уже на стадии 6—8-клеточного зародыша, когда элайосом еще очень мал, встречаются чашевидные лейкопласты, гантелевидные, вытянутоовальные. Иногда в пластидах встречаются довольно крупные крахмальные зерна. В плотной строме лейкопластов имеется довольно много рибосом.

Эндоплазматический ретикулум на стадии 6—8-клеточного зародыша представлен длинными цистернами гранулярного ретикулума, вытянутыми параллельно оболочке. Агранулярный ретикулум на этой стадии развит очень слабо и представлен небольшими редкими скоплениями трубочек и пузырьков неправильной формы или же отсутствует совсем.

Аппарат Гольджи в этой фазе развития семенного придатка менее активен, чем в фазе его зрелости.

Вакуолизация элайосомов начинается очень рано; уже на стадии 8-клеточного зародыша цитоплазма в их клетках располагается постенно, и большей частью уже имеется центральная вакуоль. Но дифференциация клеток элайосома происходит неравномерно. У некоторых эпидермальных и субэпидермальных клеток на ранних фазах развития можно наблюдать митозы или подготовку к делению (интерфазные ядра).

У стареющих клеток семенных придатков в основной ткани и прежде всего в эпидермисе наблюдаются интенсивный автолиз и прогрессирующая вакуолизация, связанные со старением. Образуются большие автолитические вакуоли — цитосегресомы, отграничивающие агранулярными цистернами участки цитоплазмы, содержащие рибосомы, митохондрии и пластиды. Очень часто встречаются вакуолеобразные расширения ретикулума. Они сливаются между собой, образуя более крупные цитоплазматические вакуоли. При старении наблюдается два типа клеток: 1) с прозрачной гиалоплазмой и рыхло расположенными органеллами, подвергающимися деструкции, и 2) с плотной гиалоплазмой и слабо контрастными мембранами в очень узких постенных тяжах цитоплазмы.

По мере старения элайосомов *S. sibirica* постепенно отграничиваются и подвергаются лизису все бóльшие участки цитоплазмы с органеллами. Количество органелл уменьшается. Матрикс их становится все более прозрачным. Ретикулум распадается на пузырьки и трубочки, гранулярный ретикулум сохраняется дольше гладкого. Плотность гиалоплазмы уменьшается. В конце концов от митохондрий и лейкопластов остаются одни мембраны. У стареющих семенных придатков клетки постепенно отмирают, начиная от эпидермиса в глубь придатка, нередко они заполнены лишь соком и частично слизью.

Таким образом, типичная клетка вполне сформированного, но еще не отмирающего элайосома *S. sibirica* характеризуется а) хорошо развитым агранулярным ретикулумом в виде отдельных скоплений ветвистых трубочек и пузырьков, неравномерно распределенных по клетке, наряду

с менее развитым гранулярным ретикулумом обычно в виде длинных цистерн, вытянутых параллельно оболочке; б) крупными чашевидными и амебоидными лейкопластами с ретикулярными обкладками; в) крупными микротелами; г) большим количеством митохондрий с развитыми кристами; д) наличием ломасом и мультивезикулярных тел; е) наличием липидных капель; ж) обилием цитоплазматических вакуолей.

Scilla mischtschenkoana

Элайосомы у этого вида образуются за счет разрастания клеток наружного интегумента вдоль проводящего тяжа и у зрелых семян имеют вид широкого белого валика вокруг темного семени (Комар, 1973). Основная ткань, как у *S. sibirica*, снабжена большими межклетниками, клетки рано вакуолизируются, и большую часть их занимает центральная вакуоль. Ядра крупные, слаболопастные. Посредине элайосома проходит проводящий тяж. Клетки его остаются живыми до полного созревания семени. Эпидермальные клетки элайосомов *S. mischtschenkoana*, как и у *S. sibirica*, меньше, чем клетки основной ткани, вытянуты вдоль поверхности и снабжены папиллами.

Ультраструктура клеток элайосомов *S. mischtschenkoana* и *S. sibirica* сходная, поэтому мы остановимся в основном на отличительных признаках.

Так же, как и у *S. sibirica*, в клетках элайосомов *S. mischtschenkoana* на стадии зрелого семени наблюдаются чашевидные и амебоидные лейкопласты (рис. 1), но количество их у *S. mischtschenkoana* в целом значительно выше, чем у *S. sibirica* (до 30—40 на срез эпидермальной клетки), и размер их также значительно больше (до 4—6 мкм). Часто встречаются лейкопласты с темными включениями, возможно белковой природы. В отличие от *S. sibirica* у семенных придатков *S. mischtschenkoana* (на стадии зрелого семени) в лейкопластах накапливается большое количество осмиофильных глобул. Этим они напоминают хромопласты (рис. 1, *1*). Матрикс пластид более светлый, чем у *S. sibirica*. В лейкопластах наблюдаются структуры, похожие на микротрубочки.

В митохондриальном аппарате различий нет. Как и у *S. sibirica*, для зрелых ариллусов *S. mischtschenkoana* характерны довольно крупные микротела.

Эндоплазматический ретикулум *S. mischtschenkoana* в основном подобен таковому у *S. sibirica*. У зрелых ариллусов хорошо развит агранулярный ретикулум, но количество его несколько меньше, чем у *S. sibirica*. Аппарат Гольджи у семенных придатков *S. mischtschenkoana* несколько более активен, чем у *S. sibirica*; наблюдается очень много пузырьков с электронноплотным хлопьевидным содержимым (рис. 3, *1*, см. вклейки). В клетке насчитывает до 15—20 диктиосом. Наблюдается также накопление полисахаридов в виде слизи в вакуолях и с внутренней стороны оболочки.

Наружная оболочка эпидермальных клеток зрелого ариллуса *S. mischtschenkoana*, как и у *S. sibirica*, утолщена и покрыта сравнительно тонким слоем кутикулы, но в отличие от *S. sibirica* у *S. mischtschenkoana* дендриты мы обнаружили не на всем протяжении кутикулы.

Наибольшие различия выражаются в характере пластидома на ранних стадиях развития элайосома. У *S. mischtschenkoana* наблюдается большое количество (до шести и более на срез клетки) крупных амилопластов (до 4 мкм в длину) с большими крахмальными зернами. По мере созревания элайосома крахмал постепенно исчезает, но и на стадии зеленого плода в клетках элайосома вдоль проводящего пучка сохраняется еще много крахмала. Теряя крахмал, амилопласты приобретают амебоидную форму.

Как и у *S. sibirica*, у ариллусов *S. mischtschenkoana* при старении наблюдаются прогрессирующая вакуолизация, автолиз, разбухание органелл, а затем и полный их распад. Начинаются эти процессы с эпидермальных клеток и идут внутрь семенных придатков.

Chionodoxa gigantea

Элайосом у этого вида образуется за счет разрастания части фуникулуса и у зрелого семени напоминает белое нежное головчатое «рыльце», довольно легко отделяющееся от семени (Комар, 1974). На продольном срезе элайосом имеет грибовидную форму.

В отличие от описанных видов *Scilla* элайосомы *Chionodoxa* состоят из мелкоклетной «ножки» и очень крупных эпидермальных и субэпидермальных клеток овальной формы; эти клетки образуют основной объем элайосома. Они очень богаты органеллами, более, чем клетки элайосомов *Scilla*. Их ядра имеют заметные лопасти, что свидетельствует об интенсивности происходящих в них процессов обмена. Процессы дифференциации и старения в них происходят быстрее, чем в других клетках.

По характеру хондриома и пластидома клетки элайосомов *Ch. gigantea* в основном сходны с таковыми у описанных видов *Scilla*. Есть некоторые различия в форме митохондрий: у *Chionodoxa* они удлиненно-овальные, а у *Scilla* округлые. В клетках элайосомов *Chionodoxa* на стадии зрелого семени наблюдается много крупных (до 2.6—3 мкм в длину) чашевидных и амебоидных лейкопластов, которые, как у *Scilla mischtschenkoana*, содержат много осмиофильных глобул, чем напоминают хромопласты. Но в отличие от *S. mischtschenkoana* крахмальные зерна встречаются редко и бывают очень небольшого размера.

Эндоплазматический ретикулум элайосомов *Chionodoxa* по своему характеру сходен с таковым у элайосомов *Scilla*. На стадии зрелого семени в отличие от ранних стадий (рис. 4, *1*, *2*, см. вклейки) у семенных придатков хорошо развит агранулярный ретикулум. У *Chionodoxa* в отличие от *Scilla* он располагается в виде плотных густых скоплений в некоторых частях клетки (рис. 2, *2*). Цитоплазма эпидермальных клеток элайосомов *Chionodoxa* на этой стадии почти целиком заполнена трубочками агранулярного ретикулума. Часто встречаются ретикулярные обкладки пластид.

На стадии зрелого семени, так же как у *Scilla*, в элайосомах *Chionodoxa* встречается довольно много крупных микротел, особенно в эпидермальных клетках. Последние богаты также липидными каплями.

Аппарат Гольджи умеренно активен на всех изученных стадиях, особенно же у элайосомов *Chionodoxa* в созревающем семени и более всего в эпидермальных клетках. По-видимому, в этих клетках и в меньшей степени в основной ткани идет накопление полисахаридов в виде слизи.

Элайосомы *Ch. gigantea* довольно сильно отличаются от элайосомов описанных видов *Scilla* по характеру вакуолизации. Из-за быстро образующихся многочисленных цитоплазматических вакуолей (иногда у самой оболочки), постепенно сливающихся с центральной вакуолью, возникает очень своеобразный извилистый контур тонопласта. Согласно мнению ряда исследователей, вакуоли растительной клетки могут быть эквивалентом лизосом (Matile, Moor, 1968; Matile, 1969; Белицер, 1972; Васильев, 1972б). По-видимому, вся вакуолярная система элайосомов *Chionodoxa* действует как лизосомный аппарат. В крупных вакуолях, и в частности в центральной вакуоле, завершается автолиз.

В стареющих клетках эпидермиса элайосомов *Ch. gigantea* видны картины некроза (рис. 3, *3*). Некроз, видимо, происходит по типу колликвационного (термин применен для растительных объектов А. Е. Васильевым и М. А. Плиско, 1973): увеличение степени вакуолизации, набухание всех органелл, уменьшение плотности гиалоплазмы, нуклеоплазмы и матрикса органелл, постепенное уменьшение числа органелл и, наконец, фрагментация мембран органелл.

У *Chionodoxa*, как и у *Scilla*, в кутикуле, покрывающей элайосомы, наблюдаются дендриты, но их разветвления направлены вдоль, а не поперек оболочки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ультраструктура семенных придатков (элайосомов) исследованных видов *Scilla* и *Chionodoxa* имеет много общих черт, но есть и некоторые различия. У элайосомов *Scilla* иная форма митохондрий — они обычно овальные (рис. 4); есть некоторые отличия и в характере пластидома (так, у *S. mischtschenkoana* в отличие от других видов *Scilla* и *Chionodoxa* наблюдается много крупных амилопластов). Лейкопласты зрелых элайосомов *S. mischtschenkoana* и *Ch. gigantea* напоминают хромопласты из-за большого количества осмиофильных глобул. Эпидермальные клетки элайосомов *Ch. gigantea* характеризуются сравнительно большим количеством органелл, более активным аппаратом Гольджи и своеобразным характером вакуолизации.

Известно, что элайосомы *Scilla* и *Chionodoxa*, привлекающие муравьев, содержат жирные масла (Bresinsky, 1963; Huber, 1969; Speta, 1972, и др.). Жирные масла обычно встречаются вместе с эфирными маслами (Schnepf, 1969д). Существует предположение, что в элайосомах *Scilla* содержатся летучие эфирные масла и что поэтому они привлекают муравьев. Элайосомы *Scilla sibirica*, *S. mischtschenkoana* и *Chionodoxa gigantea* энергично поедаются муравьями (Sernander, 1906). Они являются, по-видимому, в целом секреторными образованиями, так как никаких других специальных придатков у семян этих видов нет. Клетки элайосомов по своей структуре сходны с клетками растений, секретирующими липофильные вещества.

Сходство ультраструктуры элайосомов у исследованных нами видов растений говорит о сходстве выполняемой ими функции. Это сходство заключается в наличии хорошо развитого агранулярного ретикулума; в обилии крупных митохондрий с довольно густыми кристами; в большом количестве лейкопластов чашевидной, гантелевидной (последнее, возможно связано с их делением) и амебоидной формы; в довольно активном аппарате Гольджи и в наличии плазмалеммы с множеством инвагинаций. Все это свидетельствует о высокой метаболической активности семенных придатков изученных видов растений.

У элайосомов трех исследованных видов растений в период созревания семени наблюдается сильное развитие элементов агранулярного ретикулума в виде ветвистых трубочек и пузырьков, тогда как на ранних фазах развития семени эта форма ретикулума почти не встречается. Довольно сильно развит у этих видов и гранулярный ретикулум, обычно в виде длинных цистерн, параллельных оболочкам; но рибосомы на поверхности цистерн располагаются негусто и неравномерно, и часто можно видеть переходы от гранулярного к агранулярному ретикулуму. Таким образом, ультраструктура элайосомов описанных видов имеет сходство с терпеноидогенными клетками типа *Heracleum* sp. (Васильев, 1973), железистых волосков *Cleome spinosa* (Amelunxen, Arbeiter, 1969) или *Arctium lappa* (Schnepf, 1969а) и др.

Как и терпеноидогенные клетки, согласно данным А. Е. Васильева (1973), клетки элайосомов изученных видов богаты цитоплазмой, насыщенной органеллами; их характерной чертой является сильное развитие агранулярного эндоплазматического ретикулума, представленного сетью коротких ветвистых трубочек и пузырьков. Количество агранулярного ретикулума колеблется в зависимости от вида растения и фазы развития клетки. Сильно развит пластидный аппарат, и многочисленные лейкопласты с ретикулярными обкладками занимают значительную часть объема цитоплазмы. Возможно, лейкопласты, как и агранулярный ретикулум, принимают участие в синтезе липофильных веществ, привлекающих муравьев. В клетках созревающих элайосомов наблюдается довольно большое количество крупных микротел. В терпеноидогенных клетках (подобных клеткам элайосомов) микротела — глиоксисомы, очевидно, выполняют функцию регулирования интенсивности синтеза терпеноидов (Васильев, 1972б).

У клеток элайосомов представителей рода *Scilla* и *Chionodoxa* в отличие от некоторых терпеноидогенных клеток (например, элеутерококка — Васильев, 1973) хорошо развит хондриом.

Наряду с липофильными веществами элайосомы секретируют и слизь. Ряд исследователей (Schnepf, 1969д; Васильев, 1973, и др.) устанавливают прямую зависимость между интенсивностью секреции слизи и активностью аппарата Гольджи. У элайосомов *Scilla* и *Chionodoxa* не наблюдается состояния гиперсекреции у аппарата Гольджи, но тем не менее последний, особенно в развивающихся эпидермальных клетках, довольно активен. Как уже упоминалось, содержимое пузырьков Гольджи, по-видимому, изливается частично через плазмалемму в экстрацитоплазматическое пространство, частично в цитоплазматические вакуоли. Наблюдается накопление слизи в вакуолях и за плазмалеммой, но не очень значительное. Вероятно, некоторые пузырьки Гольджи, содержащие, по мнению Норткоута (Northcote, 1971), различные энзимы и образующие первичные лизосомы, принимают участие в процессах локального автолиза. Слизь, накапливающаяся в элайосомах, видимо, связывает и удерживает большое количество воды, что способствует их сохранению после выпадения семян из плода.

Аппарат Гольджи почти одинаково умеренно активен на всех стадиях развития элайосомов, а содержимое его пузырьков, по-видимому, частично расходуется на построение клеточной стенки, а частично он участвует в образовании полисахаридов (в виде слизи). Поэтому вполне возможно, что аппарат Гольджи не имеет отношения к процессам секреции липофильных веществ.

Как уже упоминалось, плазмалемма клеток элайосомов на всех стадиях их развития очень извилиста. Существует мнение, что часть инвагинаций плазмалеммы может возникать за счет присоединения к ней пузырьков Гольджи или продуктов секреции (Данилова и др., 1968). Как известно, плазмалемма является носителем различных ферментных систем. Е. А. Мирославов (1970) предполагает, что наличие ломасом свидетельствует о возможности ускоренного транспорта определенных веществ через клетки эпидермиса. На основании этого можно предположить, что инвагинации плазмалеммы у развивающихся элайосомов связаны с высокой метаболической активностью их клеток.

Структурная гетерогенность клеток паренхимы элайосомов показывает, что не все клетки одновременно принимают участие в процессах секреции.

На ранних фазах развития клетки элайосомов являются меристематическими: гиалоплазма электронноплотная, эндоплазматический ретикулум развит слабо и представлен в основном гранулярной формой; имеются многочисленные митохондрии и лейкопласты. Впоследствии, как уже говорилось, при созревании элайосомов происходит сильное развитие эндоплазматического ретикулума, особенно агранулярного.

В результате развития у элайосомов изученных видов усиливаются процессы старения: происходят прогрессирующая вакуолизация (особенно сильная у *Chionodoxa gigantea*), интенсивный автолиз, а затем и полный распад содержимого клеток. Обычно при старении у изученных видов наблюдаются два типа клеток: 1) с прозрачной гиалоплазмой и рыхло расположенными органеллами и 2) с плотной гиалоплазмой и слабо контрастными мембранами в очень узких постенных тяжах цитоплазмы.

В процессах автолиза принимают участие цитоплазматические вакуоли, являющиеся вторичными лизосомами, и чашевидные лейкопласты, а у *Chionodoxa*, по-видимому, вся вакуолярная система является лизосомным аппаратом. Внутриклеточное переваривание инициируется пиноцитозоподобной активностью тонопласта. Носителями гидролитических ферментов, очевидно, являются некоторые пузырьки Гольджи, изливающие содержимое в цитоплазматические вакуоли, и пузырьки, отделяющиеся от цистерн эндоплазматического ретикулума. Возможно, происходит и самопереваривание органелл.

В стареющих клетках элайосомов видны картины некроза, происходящего по типу колликвационного, характеризующегося увеличением степени вакуолизации, уменьшением плотности гиалоплазмы и фрагментацией органелл.

ЛИТЕРАТУРА

Белицер Н. В. (1972). Вакуолярная система как лизосомный аппарат растительной клетки. ДАН СССР, 203, 1. — Васильев А. Е. (1966). Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. Растит. ресурсы, II, 3. — Васильев А. Е. (1969а). Субмикроскопическая морфология клеток нектарников. Бот. ж., 54, 7. — Васильев А. Е. (1969б). Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика. Цитология, 11, 3. — Васильев А. Е. (1970). О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке (данные электронной микроскопии). Растит. ресурсы, V, 1. — Васильев А. Е. (1971). Морфологические изменения паренхимы клеток при старении. Тез. докл. VIII Всес. конф. по электрон. микроскопии, 3. М. — Васильев А. Е. (1972а). Ультраструктура нектарников огурца. Цитология, 14, 4. — Васильев А. Е. (1972б). Проблемы эндоцитоза и автофагии в растительной клетке. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. — Васильев А. Е. (1973). Структурные основы секреции. Автореф. докт. дисс., Л. — Васильев А. Е., М. А. Плиско. (1973). Ультраструктурные аспекты дегенерации клеток в процессе развития семезачатка. Всес. симпоз., посвящ. 75-летию открытия акад. С. Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосемянных растений. — Данилова М. Ф., А. Е. Васильев, Е. А. Мирославов. (1968). О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях строения поверхности протопласта растительных клеток. Бот. ж., 53, 11. — Комар Г. А. (1973). Ариллоиды некоторых видов *Scilla*. Бот. ж., 58, 10. — Комар Г. А. (1974). Ариллус представителей рода *Chionodoxa*. Бот. ж., 59, 11. — Мирославов Е. А. (1970). Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водно-растворимых веществ листом. Бот. ж., 55, 3. — Мирославов Е. А., М. П. Жигар. (1973). Электронномикроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. Бот. ж., 58, 10. — Amelunxen F., H. Arbeiter. (1969). Untersuchungen an den Drüsenhaaren von *Cleome spinosa* L. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 61, 1. — Bresinsky A. (1963). Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Biblioteca Bot., 126, 54. — Camefort H. (1964). Évolution de la structure des plastes pendant la maturation de l'arille de l'If (*Taxus baccata* L.). Compt. Rend. Acad. Sci., 258, 3. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitteil. Bot. Stadtsammlung. 8. — Maier U. (1968). Dendritenartige Strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum*. Protoplasma, 65, 1—2. — Matile P., H. Moor. (1968). Vacuolation: origin and development of the lysosomal apparatus in root-tip cells. Planta, 80, 2. — Matile P. (1969). Vacuoles as lysosomes of plant cells. Biochem. J., 111, 5. — Northcote D. H. (1971). The Golgi apparatus. Endeavour, 30, 109. — Schnepf E. (1969a). Über den Feinbau von Öldrüsen. I. Die Drüsenhaare von *Arctium lappa*. Protoplasma, 67, 2—3. — Schnepf E. (1969б). Über den Feinbau von Öldrüsen. II. Die Drüsenhaare in *Calceolaria* Blüten. Protoplasma, 67, 2—3. — Schnepf E. (1969в). Über den Feinbau von Öldrüsen. III. Die Ölgänge von *Solidago canadensis* und die Exkretsohläuche von *Arctium lappa*. Protoplasma, 67, 2—3. — Schnepf E. (1969г). Über den Feinbau von Öldrüsen. IV. Die Ölgänge von Umbelliferen: *Heracleum sphondylium* und *Dorema ammoniacum*. Protoplasma, 67, 4. — Schnepf E. (1969д). Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia, VIII, 8. — Sernander R. (1906). Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, 41, 7. — Speta F. (1971). Betrag zur Systematik von *Scilla* L., Subgen. *Scilla* (inklusive *Chionodoxa* Boiss.). Österreich Bot. Zeitschr., 119, 1. — Speta F. (1972). Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen and Früchten. Naturkundlich Jahrbuch Stadt Linz, 18. — Wollenweber E., K. Egger., E. Schnepf. (1971). Flavonoid-Aglykone in *Alnus*-Knospen und die Feinstruktur der Drüsenzellen. Biochem. Physiol. Pflanzen, 162A, 2. — Wollenweber E., E. Schnepf. (1970). Vergleichende Untersuchungen über die flavonoiden Exkrete von «Mehl»-und «Öl-Drüsen bei Primeln und die Feinstruktur der Drüsenzellen. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 62, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 V 1975.

SUMMARY

The cell ultrastructure of seed appendages in *Scilla sibirica*, *S. mischtschenkoana* and *Chionodoxa gigantea* is similar with the ultrastructure of terpenoidogenic secretory cells. The typical cell of fully formed elaiosome in species studied is rich in organelles and possesses: a) well developed agranular endoplasmic reticulum in the form of accumulations of branchy tubules and vesicles, unevenly distributed along the cell, and much less developed granular reticulum b) large cap-like and amoeboid leucoplasts with reticular sheaths and large microbodies c) numerous mitochondria with developed crists as well as lomasomes and multivesicular bodies. Lipid droplets often occur. There are some differences between *Scilla* and *Chionodoxa* in the shape of mitochondria, the character of plastidoms, distribution of dendrites in the cuticle and the fassion of vacuolation.

УДК 537.533.35 : 581.132 : 581.44 : 582.662

Е. В. Вознесенская

УЛЬТРАСТРУКТУРА АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *СЕМ. CHENOPODIACEAE*. I

E. V. VOSNESENSKAJA. THE ULTRASTRUCTURE OF ASSIMILATING ORGANS IN SOME SPECIES OF *CHENOPODIACEAE* FAMILY. I

Рассмотрено тонкое строение трех среднеазиатских представителей сем. *Chenopodiaceae*. Ультраструктура *Atriplex flabellum* оказалась сходной со строением описанных ранее видов этого рода, имеющих специализированную фотосинтезирующую обкладку проводящих пучков. Выявлены черты сходства в строении двух слоев ассимилирующих клеток в центрических листьях *Aellenia subaphylla* и первичной коре *Haloxylon persicum*, которые по своей функции, видимо, аналогичны слоям палисадной паренхимы и обкладочных клеток при типичном корончатом типе строения. У хлоропластов в этих двух слоях клеток хорошо выражен структурный диморфизм, отсутствующий у пластид обкладки и палисадной паренхимы *Atriplex*.

ВВЕДЕНИЕ

Исследователи, занимающиеся изучением C_4-пути фотосинтеза, отмечали наличие этого способа первичного карбоксилирования и характерного анатомического строения у однодольных и многих семейств двудольных растений. Виды с C_4-фотосинтезом отмечены в семействах *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Nyctaginaceae* и *Portulacaceae* (Tregunna, Downton, 1967; Crookston, Moss, 1970; Downton, 1971a, и др.).

Физиологическая и биохимическая сторона C_4-фотосинтеза подробно освещена в работах многих советских и зарубежных исследователей последнего времени (Hatch, Slack, 1970; Black, 1973; сб. «Фотосинтез кукурузы», 1974; Магомедов, 1974), поэтому мы этого вопроса касаться не будем.

Довольно много работ посвящено исследованию метаболизма у суккулентных растений (Crassulaceae-тип), у которых первичным продуктом фиксации CO_2, так же как и у C_4-растений, является малат, но процессы фиксации CO_2 с образованием C_4-кислот и дальнейшее преобразование их в фосфоглицераты и сахара происходят в одних и тех же клетках, но в разное время суток (Bradbeer и др., 1958; Kluge и др., 1974, и др.). В последнее время много внимания уделяется взаимоотношениям трех типов обмена, когда при действии различных внешних факторов в зависимости от возраста листа или при действии биорегуляторов изменяется способ фиксации углекислоты (Kennedy, Laetsch, 1973; Winter, 1973; Sankhla, Huber, 1975, и др.).

При огромном количестве работ, посвященных исследованию C_4-пути у двудольных, в сем. *Chenopodiaceae* в основном объектами исследования являются различные виды рода *Atriplex* (Tregunna, Downton, 1967; Laetsch, 1968; Osmond. 1970, и др.), и только в нескольких работах уделяется внимание изучению других родов семейства (Tregunna, Downton, 1967; Crookston, Moss, 1970; Osmond, 1970; Welkie, Caldwell, 1970; Huber и др., 1973, и др.). Все исследователи, занимающиеся изучением различных видов *Atriplex*, отмечали приуроченность видов с Kranz-типом анатомического строения и C_4-типом фотосинтеза к аридным или полуаридным областям (Laetsch, 1968; Osmond, 1970, и др.), что соответствует

закономерностям, найденным для злаков, произрастающих в таких же условиях (Brown, 1958; Downton, 1971a, и др.). Весь комплекс структурных и физиологических особенностей, найденных у C_4-растений, по мнению многих авторов, свидетельствует о высоком уровне приспособленности именно к условиям с высокой интенсивностью дневного освещения, в большинстве случаев с постоянным или временным дефицитом влаги, иногда с некоторой степенью засоленности почвы (Laetsch, 1968; Downton, 1971a, и др.). Именно поэтому наше внимание привлекли виды — эдификаторы пустынь Средней Азии. Исследованием их анатомического строения занимались многие исследователи (Арциховский, 1928; Радкевич, Василевская, 1933; Василевская, 1955; Вознесенская, 1974, и др.), которые давно отмечали наличие у этих растений двух слоев хлоренхимы по периферии листа или стебля. Один из этих слоев представлен удлиненными, радиально расположенными клетками палисадной паренхимы, а второй — округлыми или кубическими клетками. Последние по их расположению по отношению к мелким проводящим пучкам и хлоренхиме аналогичны обкладочным клеткам проводящих пучков многих представителей маревых с центрическими листьями, поэтому в дальнейшем мы будем называть их клетками обкладки. В расположении этих двух слоев клеток хлоренхимы по отношению к остальным тканям при сравнении с обычным планом строения C_4-растений наблюдается отличие. У большинства пустынных маревых с центрическими листьями или фотосинтезирующей корой побегов хлоренхима располагается по периферии органов, часто сплошным кольцом. К этой фотосинтезирующей ткани подходят лишь мелкие проводящие пучки. Клетки обкладки, примыкая к проводящим элементам, не окружают проводящих пучков полностью.

В нашей стране исследования фотосинтеза и дыхания пустынных растений проводятся в Репетекском песчано-пустынном заповеднике в Юго-Восточных Каракумах сотрудниками лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова. Выявлено, что большинство видов, имеющих слой обкладочных клеток по периферии фотосинтезирующих органов, имеет низкие величины фотодыхания (Глаголева и др., 1972), что считается признаком принадлежности к C_4-растениям (Downton, Tregunna, 1968; Crookston, Moss, 1970). В дальнейшем работами сотрудников этой же лаборатории было установлено, что продуктами кратковременного фотосинтеза таких растений, как *Haloxylon persicum* и *Salsola richteri*, являются C_4-кислоты, в основном малат, но изучение других физиологических процессов наводит на мысль, что обмен идет по Crassulaceae-типу (Гедемов, 1974). Все эти данные привели к тому, что было решено провести детальное исследование анатомии этих пустынных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования были выбраны представители сем. *Chenopodiaceae*. Два вида являются эдификаторами пустынных условий — *Haloxylon persicum* Bunge и *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen, а *Atriplex flabellum* Bunge произрастает на засоленных увлажненных почвах в пойме р. Вахш, по берегам озер на территории заповедника Тигровая балка (Таджикская ССР). Сборы пустынных видов производились в южной части заповедника, в песках Кашкакум в мае и октябре 1974 и апреле 1975 г.

Atriplex flabellum имеет крупные трехлопастные листья с четким сетчатым рисунком жилок на просвет: темные жилки хорошо выделяются на светлом фоне мезофилла. Травянистый однолетник.

Haloxylon persicum — афильный кустарник, имеющий членистые побеги, выполняющие ассимиляционную функцию.

Aellenia subaphylla — кустарник, имеющий мясистые побеги с цилиндрическими, довольно крупными (до 5—6 см) листьями.

Для исследования с помощью светового микроскопа производилась фиксация в 70%-м спирте. Срезы делались от руки лезвием бритвы.

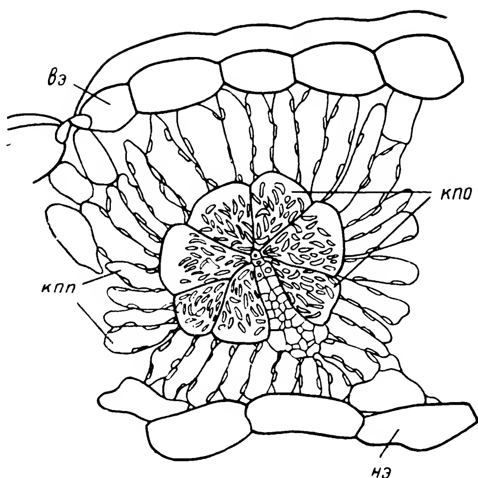


Рис. 1. Поперечный срез листа *Atriplex flabellum* Bunge.

вэ — верхняя эпидерма, *нэ* — нижняя эпидерма, *кпп* — клетки палисадной паренхимы, *кпо* — клетки паренхимной обкладки.

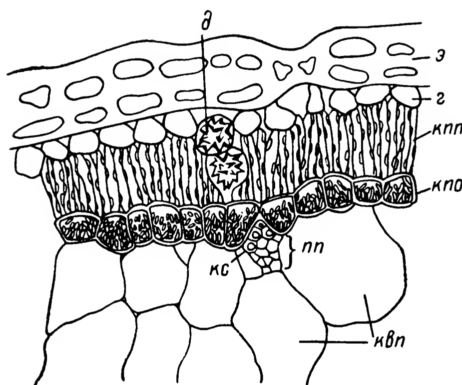


Рис. 2. Поперечный срез стебля *Haloxylon persicum* Bunge.

э — эпидерма, *г* — гиподерма, *кв п* — клетки водозапасающей паренхимы, *пп* — проводящий пучок, *кс* — ксилема, *д* — друзы оксалата кальция. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Для исследования с помощью электронного микроскопа проводилась фиксация 3%-м глутаровым альдегидом (pH 7.4) при 0° с дофиксацией OsO_4 (pH 7.4) и проводкой через раствор уранил-ацетата в 70°-м спирте, и также глутарово-осмиевая фиксация при комнатной температуре по обычной схеме. Кроме того, проводилась фиксация 3%-м глутаровым альдегидом (pH 7.4) с дофиксацией в 2%-м растворе $KMnO_4$ при комнатной температуре. Заливка проводилась в аралдит.

Atriplex flabellum Bunge

Снаружи лист покрыт крупными тонкостенными округлыми клетками эпидермы. Устьица имеются на обеих сторонах листа. В центральной части находится довольно большое количество мелких жилок, окруженных специализированными клетками обкладки и слоем радиально расположенных палисадообразных клеток мезофилла. Клетки палисадной паренхимы соседних жилок могут соприкасаться или разделены крупными бесцветными клетками, часто содержащими крупные кристаллы оксалата кальция. Проводящая система мелких жилок состоит из 3—4 мелких сосудов и нескольких элементов флоэмы. К проводящему пучку прилегают 3 или 4 крупные обкладочные клетки, которые окружают ксилемную часть пучка и часто отсутствуют со стороны флоэмы (рис. 1).

Клетки верхней эпидермы имеют несколько утолщенные наружные оболочки. Цитоплазма распределена в тонком постенном слое, мелкие пластиды в цитоплазме встречаются редко.

Крупные водозапасающие клетки, разделяющие мелкие жилки, выглядят пустыми, так как основной клеточный объем занимает центральная вакуоль. Постенный слой цитоплазмы очень тонок и не богат органеллами.

Палисадная паренхима. Исследовались радиально расположенные клетки мезофилла, одним своим концом примыкающие к клеткам обкладки. Клетки вытянутые, узкие, друг с другом почти не соприкасаются, свободно располагаются в пространстве, имеют извилистые очертания, клеточные оболочки тонкие. Крупная центральная вакуоль занимает значительный объем.

Хлоропласты удлиненные, 7.4 (5.9—11.7) мкм дл. и 1.3 (0.9—1.5) мкм шир., имеют матрикс средней электронной плотности и интенсивно развитую систему гран и межгранных ламелл. Система гран в пластидах

из молодых весенних листьев представлена мелкими одиночными гранами; в хлоропластах из зрелых и стареющих листьев наблюдается большое количество гран (до 12 тилакоидов в стопке), нерегулярно распределенных в объеме хлоропласта. По периферии пластиды имеется слой пузырьков и трубочек эндоплазматического ретикулума, сильнее развитого в хлоропластах из молодых листьев. Пластиды содержат одиночные крахмальные зерна и небольшое количество осмиофильных глобул. Рибосомы распределены равномерно по всему хлоропласту (табл. 1, *а*, см. вклейку).

Митохондрии мелкие, несколько удлиненной формы, диаметром 0.3—0.4 мкм, встречаются довольно редко. Кристы трубчатой формы, в небольшом числе.

Элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума выявляются в виде отдельных пузырьков или цистерн.

Диктиосомы не выявлены.

Рибосомы в цитоплазме распределены равномерно небольшими группами.

Плазмалемма извилистая, неплотно прилегает к клеточной стенке и образует довольно много впячиваний.

Клетки обкладки. Плотно окружающие пучок округлые или трапециевидные на поперечном срезе клетки обкладки имеют несколько утолщенные оболочки. На границе клеток обкладки с палисадной паренхимой наблюдается большое количество плазмодесм. Основная масса хлоропластов лежит в части клетки, примыкающей к пучку. Ядро располагается в средней части клетки или ближе к дистальному ее концу. Вся дистальная часть клетки, примыкающая к палисаде, занята крупной вакуолью.

Хлоропласты многочисленные, сильно удлиненные, иногда извилистые, около 8.5(7.2—15.2) мкм дл. и 1.6(1.5—2.3) мкм шир. Тонкое строение пластиды характеризуется сильно развитой системой гран — по (2)4—8(13) тилакоидов в стопке — при почти полном отсутствии одиночных межгранных ламелл. Чаще всего они представлены сдвоенными тилакоидами. Матрикс хлоропласта электронноплотный. Пластиды содержат значительное число крахмальных зерен (2—5 в каждой) и осмиофильных глобул. Рибосомы распределены равномерно в строме хлоропластов. Иногда (правда, довольно редко) в пластидах обкладки из молодых весенних листьев можно отметить по периферии структуры, напоминающие пузырьки периферического ретикулума (табл. 1, *б*, см. вклейку).

Митохондрии заполняют все свободное пространство между хлоропластами. Довольно крупные, округлые или чуть удлиненные, чаще неправильной формы (амебоидные в молодых весенних листьях), около 1.5 мкм дл. и 0.8 мкм шир. Почти все митохондрии имеют большое число трубчатых крист, но в некоторых из них 2—3 ламеллярные кристы пересекают митохондрию по всему диаметру. Плотность митохондриального матрикса несколько ниже, чем плотность стромы хлоропластов.

Кроме митохондрий, иногда встречаются ограниченные мембранами тела с довольно плотным зернистым матриксом, по размеру сходные с митохондриями — видимо, микротела.

Диктиосомы на срезах не выявлены.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен отдельными профилями плоских цистерн.

Рибосомы распределены в цитоплазме равномерно, свободно, располагаясь чаще небольшими группами.

Плазмалемма извилистая, неплотно прилегает к клеточной стенке, но образование сильных впячиваний с ломасомами не наблюдалось.

Haloxylon persicum Bunge

Снаружи ассимилирующие побеги саксаула покрыты двухслойной толстостенной эпидермой с толстой кутикулой и погруженными устьицами (Рожановский, 1953). Под эпидермой находится слой тонкостенных клеток гиподермы. Затем идут два слоя ассимиляционной паренхимы: слой вытя-

нутых узких палисадных клеток и слой более крупных округлых клеток. Дальше располагаются 6—7 слоев так называемой водозапасающей паренхимы — ткани, состоящей из крупных, округлых, почти бесцветных клеток. Эта ткань окружает центральный проводящий цилиндр стебля. Водозапасающая ткань пронизана мелкими проводящими пучками, состоящими из 3—5 мелких спиральных сосудов и нескольких ситовидных элементов флоэмы, сопровождаемых мелкими паренхимными клетками. Интересно отметить инверсию этих пучков: к внутреннему обкладочному слою клеток хлоренхимы эти пучки примыкают ксилемной частью, а флоэма направлена вовнутрь побега. Расположение тканей не изменяется, даже если эти пучки подходят близко к центральному цилиндру (рис. 2).

Толстый слой кутикулы, покрывающий побеги саксаула снаружи, весь пронизан сильно ветвящимися дендритами. Наружный слой клеток эпидермы имеет очень толстые стенки клеток и очень небольшие полости. Цитоплазма составляет тонкий постенный слой. Крупное ядро с заметным ядрышком сильно выступает в полость клетки, и рядом с ним часто можно увидеть хлоропласт с сильно редуцированной ламеллярной системой и 1—2 зернами крахмала. По периферии клетки часто встречаются секреторные лунки с волокнистым содержимым.

Во втором слое эпидермы оболочки клеток несколько тоньше, а просветы клеток больше. Цитоплазма также образует только тонкий постенный слой, в котором ясно можно различить лишь ядро с ядрышком и иногда — хлоропласты с сильно редуцированной внутренней структурой.

Клетки гиподермы крупные, округлые, иногда неправильной формы, имеют тонкие оболочки. Цитоплазма и органеллы располагаются в постенном слое. Хлоропласты удлиненные, система гран развита слабо: встречаются только сдвоенные или иногда строенные тилакоиды, среди которых разбросаны осмиофильные глобулы.

Палисадная паренхима. Продолговатые клетки палисады имеют тонкие оболочки. Клетки не везде плотно прилегают друг к другу, местами разделены межклетниками. Центральная часть клеток занята вакуолью, содержимое которой имеет различную структуру в побегах разных сроков фиксации. Весной вакуоли имеют зернистые включения, осенью они заполнены волокнистым веществом.

Ядро крупное, продолговатое или слегка лопастное, располагается чаще в средней части клеток.

Хлоропласты продолговатые, 11.0(9.3—20.0) мкм дл. и 2.1 (0.8—3.8) мкм шир., встречаются по 1—3 на срез клетки. Обычно они ориентированы вдоль продольной оси клеток. Пластиды имеют хорошо развитую систему гран — по (3)7—9(16) тилакоидов в стопке — и межгранных ламелл. Ограничивающая мембрана волнистая, по краю хлоропласта хорошо виден ряд пузырьков и трубочек периферического ретикулума. Очень высокая плотность матрикса несколько понижается к осени. Пластиды содержат довольно большое число осмиофильных глобул и одиночные зерна крахмала. Рибосомы равномерно распределены между ламеллами (табл. II, *а*, см. вклейку).

Митохондрии встречаются в числе 1—3 на срез клетки, чаще округлые, но могут быть продолговатыми, примерно 0.6(0.4—1.4) мкм в диам. Система крист развита слабо, в матриксе средней электронной плотности встречаются лишь отдельные трубчатые кристы.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум в матриксе цитоплазмы довольно высокой электронной плотности, почти не выявляется, видны лишь отдельные пузырьки и трубочки.

Диктиосомы выявлены только на срезах весенних побегов. Они представлены в виде стопки цистерн, отчленяющих большое количество пузырьков.

Рибосомы распределены в цитоплазме равномерно, небольшими группами.

Плазмалемма гладкая или несколько волнистая, обычно плотно прилегает к стенкам клетки, но иногда образует ломасомы.

Клетки обкладки. Округлые клетки обкладки имеют довольно сильно утолщенные стенки. Наиболее хорошо утолщение выражено на границе с клетками палисадной паренхимы, где имеются поры с плазмодесмами. Плазмодесмы здесь многочисленные, сильно разветвленные. Клетки лишены центральной вакуоли, и только в цитоплазме, примыкающей к палисаде, иногда встречаются мелкие вакуоли.

Ядро располагается в верхней части клетки, где занимает почти все свободное от пластид пространство. Имеет округлую, продолговатую или реже лопастную форму.

Хлоропласты занимают почти весь объем клеток обкладки. Свободной от хлоропластов остается только часть клетки, примыкающая к палисаде, где располагаются ядро и цитоплазма. В побегах весеннего срока фиксации число хлоропластов на срез клетки 6—9, а осеннего — 11—13. Хлоропласты в большинстве продолговатые, 9.4(5.0—16.9) мкм дл. и 2.1(0.8—3.6) мкм шир. Пластиды лишены выраженной системы гран, одиночные или сдвоенные тилакоиды тянутся из конца в конец хлоропласта, лишь иногда образуя небольшие стопки из 3—5 тилакоидов. Очень высокая весной электронная плотность матрикса к осени снижается. Пластиды содержат большое число осмиофильных глобул и по 1—2 крахмальных зерна на хлоропласт, которые к осени почти исчезают. По периферии пластиды тянется слой пузырьков и трубочек периферического ретикулума. Рибосомы распределены более или менее равномерно по всему хлоропласту (табл. II, *б*, см. вклейку).

Митохондрии немногочисленны в клетках обкладки летних или осенних побегов, но встречаются в довольно большом числе в молодых растущих побегах. В последних они располагаются между хлоропластами по всему объему клеток обкладки, а на срезах летних побегов — большей частью по периферии, у стенок клетки. Они имеют округлую или несколько удлиненную форму, около 0.6 мкм в диам. Внутренняя структура представлена трубчатыми кристами.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум — в виде отдельных профилей плоских цистерн.

Диктиосомы представлены в большом числе только на срезах весеннего материала; на летнем и осеннем материалах их выявить не удалось, они распределены в основном в углублениях между утолщенными гребнями клетки обкладки в области плазмодесменных полей и по периферии клетки у клеточной стенки.

Рибосомы распределены в цитоплазме равномерно небольшими группами.

Плазмалемма образует большое число секреторных лунок в верхней части клеток и плотно прижата к клеточной стенке в нижней.

Aellenia subaphylla (C. A. Mey.) Aellen

Цилиндрические листья суккулентные, снаружи покрыты однослойной эпидермой с утолщенными стенками клеток и довольно толстой кутикулой. Затем идут два слоя ассимиляционной паренхимы: слой узких, вытянутых клеток палисадной паренхимы и слой округлых или кубических клеток обкладки. Эти два слоя, не прерываясь, окружают лист по периферии. Все остальное пространство листа до центрального листового следа занято крупными округлыми водозапасающими клетками — всего 4—5 рядов. Непосредственно ко внутреннему слою хлоренхимы подходят мелкие пучки, которые в ксилемной части контактируют с клетками обкладки (рис. 3).

Строение первичной коры стебля в целом соответствует строению листа: те же два слоя хлоренхимы проходят по периферии стебля, лишь иногда прерываясь по четырем граням. Водозапасающая ткань располагается в 6—7 рядов до центрального цилиндра.

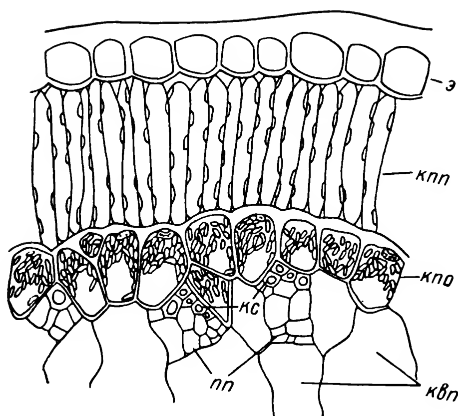


Рис. 3. Поперечный срез листа *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

Наружные оболочки клеток эпидермы сильно утолщены. В кутикуле видны многочисленные дендриты. Цитоплазма образует очень тонкий постенный слой, пронизанный секреторными лунками. Хлоропласты встречаются редко, только в нижней части клетки, мелкие, с многочисленными крупными осмиофильными глобулами и крахмальными зернами.

Палисадная паранхима. В целом строение палисадных клеток у этого вида сходно с таковыми у саксаула. В клетках — крупная вакуоль, но ее содержимое имеет неоднородную зернистую структуру с крупными темными пятнами, видимо, танинами. Ядра лежат в центральной части клеток, крупные, вытянуты вдоль продольной оси клеток, с мелкими, но хорошо заметными ядрышками.

Внутренняя структура хлоропластов также очень сходна у этих двух видов. Длина пластид 8.9(4.7—14.3), ширина 1.2(0.6—2.5) мкм, в них хорошо развита система гран — по 4—6 (10) дисков в стопке, имеется слой пузырьков периферического ретикулума, видны одиночные мелкие крахмальные зерна и большое число осмиофильных глобул (табл. III, *а*, см. вклейку).

Митохондрии встречаются довольно редко, мелкие, 0.4 мкм в диам., имеют немногочисленные трубчатые или пластинчатые кристы.

Никаких особенностей в расположении цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосом или в строении плазмалеммы не обнаружено.

Клетки обкладки. В строении клеток обкладки, так же как и палисадных, имеется очень много сходных с клетками саксаула черт: утолщение клеточных стенок, поля разветвленных плазмодесм, ядра, лежащие в верхней части клеток. Основное отличие заключается в наличии крупной вакуоли у этого вида, тогда как у саксаула она отсутствует. Вакуоль находится в базальной части клеток, обращенной вовнутрь листа.

Огромное количество крупных хлоропластов занимает почти весь объем клеток обкладки. Весной число пластид на срез клетки доходит до 22—29, от сильно удлиненных до почти округлых по форме, 7.9(5.6—12.0) мкм дл. и 2.0(1.5—3.0) мкм шир. Внутренняя структура пластид у этих двух видов также очень сходна: система гран отсутствует, видны тяжи сдвоенных или строенных тилакоидов, которые иногда сливаются и образуют стопки по 4—5 (6—8) штук. Пластиды содержат большое количество крахмальных зерен и осмиофильных глобул. По краям видны пузырьки и трубочки периферического ретикулума, который иногда образует до трех рядов в хлоропластах из материала весенней фиксации, а к осени совсем исчезает (табл. III, *б*).

Митохондрии довольно многочисленные, мелкие, округлые или несколько удлиненные, 0.6 мкм в диам., располагаются между хлоропластами в центральной части клетки. Трубчатые кристы разбросаны в светлом матриксе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ультраструктура клеток обкладки и мезофилла *Atriplex flabellum* оказалась сходной с ультраструктурой исследованных ранее видов *Atriplex* со специализированной обкладкой и C_4-фотосинтезом. Основной чертой, характерной для этого вида, является отсутствие яркого струк-

турного диморфизма хлоропластов в палисадной паренхиме и обкладке, но пластиды палисады имеют слой пузырьков периферического ретикулума и несколько хуже развитую систему гран, тогда как в хлоропластах обкладки наблюдаются лишь отдельные пузырьки периферического ретикулума. Диморфизм митохондрий выражен более ярко: они мелкие, с немногочисленными трубчатыми кристами в палисадной паренхиме, а в обкладке — крупные, с трубчатыми и ламеллярными кристами. Почти все исследователи отмечали огромное количество крупных митохондрий с трубчатыми кристами между плотно упакованными хлоропластами в клетках обкладки (Laetsch, 1968; Osmond и др., 1969; Troughton, Card, 1974). Эти же исследователи отмечают интенсивное развитие системы гран в хлоропластах клеток обкладки, большое количество крахмальных зерен, а в хлоропластах мезофилла — более слабое развитие системы гран, почти полное отсутствие крахмала и наличие периферического ретикулума. Только в одной работе отмечено наличие периферического ретикулума в хлоропластах обоих типов клеток (Troughton, Card, 1974); другие авторы указывают на полное отсутствие его у *Atriplex rosea* (Downton и др., 1969). Ряд авторов (Black, Mollenhauer, 1971; Schöch, Kramer, 1971, и др.) на основании анализа большого материала сделали заключение о большом значении предварительных анатомических исследований для суждения о путях первичного усвоения углерода при фотосинтезе у тех или иных растений. В соответствии с этой точкой зрения мы считаем, что на основании сходства тонкого строения исследованного нами вида с большинством ранее исследованных C_4-видов *Atriplex* можно предполагать наличие C_4-фотосинтеза у *Atriplex flabellum* и говорить о целом комплексе анатомических особенностей, свойственных C_4-видам этого рода.

Haloxylon persicum представляет особый интерес, так как будучи эдификатором пустынь хорошо приспособлен ко всему комплексу факторов внешней среды и считается (по анатомическим признакам) одним из наиболее эволюционно продвинутых родов в семействе (Бари, 1877; Арциховский, 1928; Joschi, 1937).

Хлоренхима у этого вида также представлена двумя слоями, которые можно рассматривать как слой клеток палисадной паренхимы — наружный — и слой клеток обкладки — внутренний. Клетки палисады имеют тонкие оболочки, крупные вакуоли, цитоплазма тонким слоем прижата к стенкам клеток, хлоропласты имеют обычное строение. Клетки обкладки имеют утолщенные оболочки, огромное количество хлоропластов почти полностью заполняет клетку. Хлоропласты крупные, почти лишены гран, имеют обычно только участки сдвоенных или строенных тилакоидов, что по Даунтону (Downton, 1971а) является одним из этапов к полной редукции гран. Все эти признаки характерны для растений с C_4-фотосинтезом (Tregunna и др., 1970; Welkie, Caldwell, 1970; Schöch, Kramer, 1971, и др.), причем редукция гран может в какой-то степени указывать на то, что первичным продуктом фиксации CO_2 у этого вида является малат (Downton, 1970, 1971б). Это предположение совпадает с данными Т. Гедемова (1974), который отмечает преобладание малата в первичных продуктах фотосинтеза у саксаула. Периферический ретикулум отмечен в пластидах обоих типов.

Общий план строения листа *Aellenia subaphylla* в целом совпадает со строением первичной коры саксаула. Изучение ультраструктуры тканей выявило также очень большое сходство в строении основных органелл и их распределении в клетках. В палисадной паренхиме органеллы распределены в тонком постенном слое цитоплазмы, хлоропласты, имеют вполне развитую систему гран. Строение пластид в клетках обкладки очень сходно с таковыми у саксаула: система одиночных или сдвоенных ламелл с небольшим количеством мелких гран. У обоих видов в клетках обкладки мало митохондрий, они небольшого размера. Некоторое различие в строении этого типа клеток у обоих видов состоит в том, что у *Haloxylon* отсутствует выраженная центральная вакуоль, а у *Aellenia* вакуоль располагается в базальной части клетки, основная же масса хлоропластов занимает

часть клетки, обращенную к палисаде. У обоих видов отмечается наличие периферического ретикулума в хлоропластах мезофилла и в хлоропластах обкладки. Наличие этой структуры хорошо согласуется с данными об отсутствии фотодыхания у этих растений. Размеры хлоропластов в клетках обоих типов у саксаула и *Aellenia* почти одинаковы, что совпадает с данными о том, что при ярко выраженном структурном диморфизме может отсутствовать различие в размерах пластид (Laetsch, 1971).

В литературе уже имеются работы, в которых описывается строение суккулентных представителей сем. *Chenopodiaceae* с двумя специализированными слоями мезофилла, окружающими несколько слоев водозапасающей ткани. Описывая строение тканей *Salsola kali*, Ольсен (Olesen, 1974) указывает, что по данным Осмонда (Osmond, 1970), эта солянка относится к «malate-former», т. е. основным продуктом первичной фиксации CO_2 у нее является яблочная кислота, как и у саксаула. На основании таких признаков, как наличие водозапасающей ткани, резкие суточные колебания pH клеточного сока и открытые ночью устьица, было высказано предположение, что у *Haloxylon persicum* и *Salsola richteri* фиксация CO_2 идет по Crassulaceae-типу (Гедемов, 1974).

Интересно, что клетки обкладки контактируют у изученных нами видов в основном с сосудами ксилемы мелких периферических пучков и часто не имеют никакого контакта с флоэмой. Эта особенность в расположении обкладки и проводящих элементов была отмечена у ряда видов еще Вармингом (Warming, 1897, цит. по: Olesen, 1974). Обращая внимание на наличие такого строения в центрических листьях *Salsola*, Ольсен (Olesen, 1974) предполагает, что такая структура служит для более быстрого переноса продуктов фотосинтеза или осуществления водного обмена между водозапасающими клетками и хлоренхимой. При этом в одних и тех же клетках должны встречаться два интенсивных противоположно направленных тока: ток воды, восполняющий водный дефицит тканей при очень высокой интенсивности транспирации пустынных растений, и ток органических веществ.

В таком случае неясным остается вопрос о функциях немногочисленных ситовидных трубок, часто окруженных большим количеством паренхимных сопровождающих клеток, имеющих почти меристематическое строение, с большим количеством митохондрий и цистерн аппарата Гольджи. Также неясна роль клеток так называемой водозапасающей ткани, которые часто на большом протяжении контактируют с клетками обкладки у афильных видов или растений с центрическими листьями. Эти вопросы требуют дальнейших более тщательных исследований как со стороны анатомов, так и со стороны физиологов.

В заключение приношу глубокую благодарность моему руководителю М. Ф. Даниловой за огромную помощь при выполнении данной работы, а также Е. М. Бармичевой и Ю. И. Молотковскому, способствовавшим проведению успешной фиксации.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Бари А., де. (1877). Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений. СПб. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афильных ксерофитов [*Haloxylon aphyllum* (Minkv.) Iijin]. Изв. АН ТуркмССР, 3. — Вознесенская Е. В. (1974). Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. Бот. ж., 59, 8. — Гедемов Т. Г. (1974). Исследование путей фиксации и метаболизма углекислоты при фотосинтезе у растений Юго-Восточных Каракумов. Автореф. канд. дисс. Л. — Глаголева Т. А., Р. М. Рейнус, Т. Г. Гедемов, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский. (1972). Выделение углекислоты на свету и проблема фотодыхания пустынных растений. Бот. ж., 57, 9. — Магомедов И. М. (1974). Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот. Бот. ж., 59, 1. — Радкевич О. Н., В. К. Василевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 1, 1. — Рожановский С. Ю. (1953). О видовых структурно-анатомических различиях белого и черного саксаула. Тр. Инст. бот., 2. — Фотосинтез кукурузы. (1974).

Под ред. Ю. С. Карпилова. — Black C. C. (1973). Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Black C. C., Jr., H. H. Mollenhauer. (1971). Structure and distribution of chloroplasts and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis. Plant Physiol., 47, 1. — Bradbeer J. W., S. L. Ranson, M. Stiller. (1958). Malate synthesis in *Crassulacean* leaves. 1. The distribution of ^{14}C in malate of leaves exposed to $^{14}CO_2$ in the dark. Plant Physiol., 33, 1. — Brown W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. Bot. gaz., 119, 3. — Crookston R. K., D. N. Moss. (1970). The relation of carbon dioxide compensation and chlorenchymatous vascular bundle sheaths in leaves of dicots. Plant Physiol., 46, 4. — Downton W. J. S. (1970). Preferential C_4-dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO_2 burst, carboxyl transfer step and grana configurations in plants with C_4-photosynthesis. Can. J. Bot., 48, 10. — Downton W. J. S. (1971a). Adaptive and evolutionary aspects of C_4-photosynthesis. In: Photosynthesis and Photorespiration. Ed. by M. D. Hatch. — Downton W. J. S. (1971б). Further evidence for two modes of carboxyl transfer in plants with C_4-photosynthesis. Can. J. Bot., 49, 8. — Downton W. J. S., T. Bisalputra, E. B. Tregunna. (1969). The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. II. *Atriplex rosea* and *Atriplex hastata* (*Chenopodiaceae*). Can. J. Bot., 47, 6. — Downton W. J. S., E. B. Tregunna. (1968). Carbon dioxide compensation — its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematic of the *Gramineae* and leaf anatomy. Can. J. Bot., 46, 3. — Hatch M. D., C. R. Slack. (1970). Photosynthetic CO_2-fixation pathways. Ann. Rev. Plant Physiol., 21. — Huber S. C., R. Kanai, G. E. Edwards. (1973). Decarboxylation of malate by isolated bundle-sheath cells of certain plants having the C_4-dicarboxylic acid cycle of photosynthesis. Planta, 113, 1. — Joshi A. C. (1937). Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*. Amer. J. Bot., 24, 1. — Kennedy R. A., W. M. Laetsch. (1973). Relationship between leaf development and primary photosynthetic products in the C_4-plant *Portulaca oleraceae* L. Planta, 115, 2. — Kluge M., C. Kriebitzch, D. J. v. Willert. (1974). Dark fixation of CO_2 in *Crassulacean* acid metabolism: are two carboxylation steps involved? Z. Pflanzenphysiol., 72, 5. — Laetsch W. M. (1968). Chloroplast specialisation in dicotyledons possesing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2-fixation. Amer. J. Bot., 55, 8. — Laetsch W. M. (1971). Chloroplast structural relationships in leaves of C_4-plants. In: Photosynthesis and Photorespiration. Ed. by M. D. Hatch. — Olesen P. (1974). Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C_4-pathway of photosynthesis. Bot. Notiser, 127, 3. — Osmond C. B. (1970). C_4-photosynthesis in the *Chenopodiaceae*. Z. Pflanzenphysiol., 62, 1. — Osmond C. B., J. H. Troughton, D. J. Goodchild. (1969). Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*. Z. Pflanzenphysiol., 61, 3. — Sankhla N., W. Huber. (1975). Regulation of balance between C_3 and C_4 pathway: role of abscisic acid. Z. Pflanzenphysiol., 74, 3. — Schöch E., D. Kramer. (1971). Korrelation von Merkmalen der C_4-photosynthese bei Vertretern verschiedener Ordnungen der Angiospermen. Planta, 101, 1. — Tregunna E. B., W. J. S. Downton. (1967). Carbon dioxide compensation in member of the *Amaranthaceae* and some related families. Can. J. Bot., 45, 12. — Tregunna E. B., B. N. Smith, J. A. Berry, W. J. S. Downton. (1970). Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the Angiosperms. Can. J. Bot., 48, 6. — Troughton J. H., K. A. Card. (1974). Leaf anatomy of *Atriplex buchananii*. New Zealand J. Bot., 12, 2. — Welkie G. W., M. Caldwell. (1970). Leaf anatomy of species in some dicotyledonous families as related to the C_3 and C_4 pathways of carbon fixation. Can. J. Bot., 48, 12. — Winter K. (1973). NaCl-induzierter *Crassulaceen*-säurestoffwechsel bei einer weiteren *Aizoaceae*: *Carpobrotus edulis*. Planta, 115, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1975.

SUMMARY

The ultrastructure of assimilating organs in three representatives of *Chenopodiaceae* family has been investigated. *Artiplex flabellum* Bunge has the Kranz-type of structure, characteristic of all the plants with C_4-photosynthesis. The fine structure is found to be similar to the species studied earlier by other investigators. The chloroplasts in palisade parenchima, as well as in the sheath have developed grana. The dimorphism of the cells is manifested in the presence of high quantities of large mitochondria in sheath cells. *Haloxylon persicum* Bunge is an aphyllose shrub; two layers of chlorophyllophorous parenchima lie along the perifery of the stem primary rind. *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen is a shrub with centric leaves possessing the same two layers of chlorenchima. Chlorenchima in these two species is represented by two layers of cells: the layer of elongated palisade ones and the layer of round sheath cells. In both species sheath cells have almost agranal chloroplasts and mitochondria are small and few. In palisade parenchima cells chloroplasts have well developed grana and a layer of periferal reticulum.

СООБЩЕНИЯ

УДК 612.398.194 : 581.143 : 581.43

Н. С. Данилова

О РОЛИ АММИАКА В РОСТОВОЙ РЕАКЦИИ КОРНЯ НА УСЛОВИЯ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ

N. S. DANILOVA. ON THE ROLE OF AMMONIAC IN THE GROWTH REACTION OF ROOT ON THE CONDITIONS OF NITROGEN NUTRITION

Показано приспособительное значение процессов формирования корневой системы, в частности ростовой реакции корня, на условия азотного питания. При снижении уровня азотного питания рост корня в отличие от надземных органов усиливается и достигает максимальной интенсивности при полном исключении азота из питательного раствора. Такая ростовая реакция корня на условия азотного питания оценена как поисковая. Обогащение тканей корня (в том числе и его растущих частей) аммиаком — одна из причин торможения роста корня при повышении дозы азота в питательном растворе. Рассматривается значение аммиака как возможного регулятора роста корня в связи с условиями азотного питания. Показана интенсификация процессов амидирования в корнях при повышении дозы азота.

Формирование корневой системы — сложный, многогранный процесс, включающий удлинение корней, их ветвление, новообразование придаточных корней (Серебряков, 1952; Воронин, 1964). Удлинение и ветвление корней обусловливают наиболее эффективное использование растением питательных и водных запасов почвы. Рост корней в длину обеспечивает растению определенную площадь (точнее объем) питания, ветвление способствует энергичному потреблению растением воды и питательных веществ внутри этого объема почвы. Можно сказать, что благодаря удлинению корня растение захватывает почвенный плацдарм, а с помощью ветвления — осваивает его.

Настоящее исследование ограничено изучением влияния условий азотного питания на рост главного корня в длину — процесса, первичного по отношению к ветвлению. Своеобразие ростовой реакции корня на условия азотного питания заключается в усилении его роста при снижении уровня азотного питания в пределах субоптимальных доз азота (Прянишников, 1924; Дикусар, 1926; Gračanin, 1932, 1939; Соколов, 1936, 1947; Olson, Dreier, 1956; Колосов, 1962; Станков, 1964; Данилова, 1965). Усиление роста корня при недостатке азота — активная поисковая реакция, направленная на обеспечение растения этим дефицитным элементом. Благодаря усилению роста корня растение охватывает больший объем почвы, тем самым увеличивая вероятность соприкосновения корня с очагом питания. В присутствии азота, наоборот, происходит торможение роста корня в длину, сопровождающееся усиленным ветвлением. Это способствует более полному использованию растением запасов азота в ближайших очагах питания при сокращении расходов пластического материала (Данилова, 1966). Ростовая приспособительная реакция корня на условия азотного питания является прекрасной иллюстрацией мысли К. А. Тимирязева (1901): «все процессы превращения веществ и энергии имеют своим результатом образование форм, в свою очередь прилаженных к наилучшему использованию окружающего вещества и доступных источников энергии; как неделимое растение питается для того, чтобы расти, растет для того, чтобы питаться» (стр. 389).

Относительно причины, определяющей интенсивность роста корня в связи с условиями азотного питания, существуют два представления. Одно из них связывает условия азотного питания с ауксиновым обменом. Показано (Avery и др., 1936; Avery, Pottorf, 1945; Hillman, Galston, 1961), что усиленное снабжение азотом способствует увеличению содержания стимуляторов роста в растении. Опираясь на эти данные и теорию Вента—Холодного, Зединг (1955) объяснил противоположную реакцию корней и надземных органов на условия азотного питания различной чувствительностью этих органов к действию стимуляторов роста. К точке зрения Зединга положительно относится ряд исследователей (Bosenmark, 1954; Aberg, 1957; Wilkinson, Ohlrogge, 1964). Эти представления нашли дальнейшее развитие в работе О. Б. Бойчук (1963), в которой ростовая реакция корней и надземных органов на условия азотного питания связывается с количественными и качественными изменениями в ауксиновом обмене растений, возникающими при варьировании условий азотного питания. По мнению других исследователей, причина усиления роста корня при снижении уровня азотного питания лежит в особенностях азотного обмена. В частности, ряд авторов (Gračanin, 1932; Минина, 1935) связывают ослабление роста корня при увеличении дозы азота с накоплением аммиака в корне. Обе гипотезы логически оправданы. Они дополняют друг друга и намечают два подхода в объяснении такого сложного и многогранного процесса, каким является рост. Эти две гипотезы отражают два различных звена в цепи процессов, связывающих условия азотного питания с ростом корня. К сожалению, «аммиачная» гипотеза базируется только на общем представлении о токсичности аммиака (Прянишников 1914, 1916, 1924, 1928, 1945, 1947; Штаркенштейн и др., 1931; Сухоруков, 1937; Альтергот, 1937; Jacolin, 1965) и по существу не имеет экспериментальных доказательств. Настоящая работа является продолжением (Данилова, 1965, 1966) экспериментального обоснования «аммиачной» гипотезы.

Методика

Исследование проводилось на проростках *Zea mays*, выращиваемых в водной культуре при полном исключении азота из питательного раствора или варьировании его содержания (варианты: —N, 0.1N, 0.2N, 0.5N, 1N — полная доза). В опыте использована питательная смесь следующего состава (в мг/л): NH_4NO_3 — 320, K_2SO_4 — 145, NaH_2PO_4 — 41.4, $MgSO_4$ — 47.8, $CaCl_2$ — 129, $MnSO_4$ — 1, H_3BO_3 — 1, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0.04, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.1, $(NH_4)_2MoO_4$ — 0.01, Fe (хелат) — 3 (Данилова, 1967). Растения выращивались в факторостатной камере с постоянными условиями температуры (20—22° днем и 18—20° ночью), влажности (60—70%) и освещения (люминесцентными лампами ЛБ-30 по 16 час. в сутки). Продолжительность опытов 4 дня.[1]

Азот аммиака и амидов определяли модифицированным (Ратнер, Ухина, 1961, 1963) способом О. Н. Кулаевой (1959) после экстракции фракции растворимого азота 75%-м этанолом. Ряд органических соединений (глюкоза, мочевая кислота, креатин) мешают действию реактива Несслера, вызывая помутнение и изменение окраски раствора (Gentzkow, 1942). По нашим наблюдениям, таково же действие этанола, поэтому спиртовый экстракт переводили в воду, выпаривая спирт под холодным феном. Этой операцией добивались осаждения спирторастворимых белков и депротеинизации экстракта (Клименко, 1950). Результаты анализов и измерений подвергались статистической обработке по Стюденту.

Результаты опытов

Общая характеристика роста изучаемых растений дана в табл. 1.

Отношение корней и надземных органов к условиям азотного питания различно. Увеличение дозы азота до 0.5N способствует усилению роста

---

[1] Продолжительность опытов определялась временем появления боковых корней; с появлением боковых корней опыт прекращался.

ТАБЛИЦА 1

Влияние условий азотного питания на рост проростков кукурузы*

Условия питания	Воздушно-сухой вес, мг **		Вес корней в % от веса проростка	Длина корней, мм
	надземные органы	корни		
Опыт 1				
—N	9.64	6.55	40.5	130.7±8.5
0.1N	11.88	4.69	28.3	95.4±5.9
0.2N	12.95	4.24	23.7	79.3±5.6 ***
0.5N	16.10	3.55	18.1	71.0±3.9 ***
1.0N	11.53	3.37	22.6	60.0±3.3
Опыт 2				
—N	10.80	6.85	38.8	138.4±3.6
0.1N	12.45	5.29	29.8	111.7±3.0
0.2N	15.34	5.11	25.0	102.0±3.1
0.5N	14.10	4.90	25.8	86.9±3.1
1.0N	12.32	4.36	26.2	73.6±3.1

* В табл. 1 приведены средние величины для 11 растений в опыте 1 и для 15 растений в опыте 2.
** При определении воздушно-сухого веса статистическая обработка материалов не проводилась.
*** Достоверность разности между вариантами 0.1N и 0.2N, 0.2N и 0.5N < 95.

надземных органов и только доза 1N оказывается для них избыточной (табл. 1). Повышение содержания азота в питательном растворе ведет к ослаблению роста корня, а максимальная интенсивность его роста достигается при полном исключении азота из питательного раствора (табл. 1 и 2). Различное отношение надземных органов и корней к условиям азотного питания приводит к перераспределению пластического материала в проростках в пользу корня, о чем свидетельствует абсолютное и относительное увеличения его веса при снижении дозы азота в питательном растворе (табл. 1). Эта закономерность отмечалась рядом авторов при изучении азотного питания растений как в естественных условиях (Соколов, 1947; Добрунов, 1956; Колосов, 1962; Станков, 1964), так и в условиях водной культуры (Turner, 1922).

ТАБЛИЦА 2

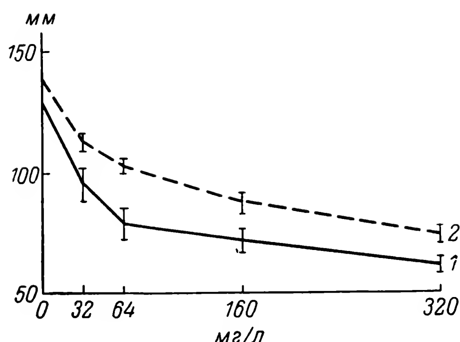
Эффект подавления роста корня при увеличении содержания азота в питательном растворе

Интервал концентрации азота (дозы)	Уменьшение среднесуточного прироста корней, мм		Удельный эффект подавления роста корня, мм/0.1 полной дозы	
	опыт 1	опыт 2	опыт 1	опыт 2
—N—0.1N	8.8	6.7	8.8	6.7
0.1N—0.2N	4.0	2.5	4.0	2.5
0.2N—0.5N	2.1	3.7	0.7	1.2
0.5N—1.0N	2.75	3.35	0.55	0.67

Физиологическим подтверждением этого наблюдения может служить работа С. Г. Ваклиновой и др. (1958) с $C^{14}O_2$, показавших, что в корни проростков кукурузы, испытывающих дефицит азота, поступает из листьев значительно больше продуктов ассимиляции, чем в корни растений, снабженных азотом.

Длина главного корня *Zea mays* в зависимости от варьирования условий азотного питания.

1 — опыт 1, *2* — опыт 2; *по оси абсцисс* — концентрация NH_4NO_3 в питательном растворе, *по оси ординат* — средняя длина корня.



Полученные нами кривые роста корня в зависимости от условий азотного питания (см. рисунок) по форме близки кривым, приведенным Грачаниным (Gračanin, 1932, 1939). Анализ этих кривых показывает, что подавление роста корня малыми концентрациями азота происходит гораздо сильнее, чем большими. Более четкое представление о влиянии разных доз азота на интенсивность роста корня можно получить, рассчитав абсолютную величину подавления роста корня при разных дозах азота и отнеся ее к какой-либо условной единице азота (допустим, 0.1 полной дозы). Таким образом можно определить удельный эффект подавления роста корня при разных дозах азота. Результаты расчетов, приведенные в табл. 2, показывают, что с повышением концентрации азота в питательном растворе удельный эффект подавления роста корня падает.

Анализы показали, что с повышением концентрации азота в питательном растворе содержание аммиака в корнях растений увеличивается. Эта закономерность характерна как для целого корня, так и для его растущих частей (табл. 3). Для анализа растущих частей корня были использованы кончики корня длиной 2 мм (апикальная меристема, корневой чехлик, часть зоны растяжения) и следующий за кончиком участок корня длиной 3 мм (зона растяжения).

ТАБЛИЦА 3

Содержание аммиака в корнях кукурузы ($n \cdot 10^{-2}$ % от воздушно-сухого веса) при различных условиях азотного питания

Вариант	Корень в целом	Апикальная часть корня (2 мм)	Зона растяжения
Опыт I			
—N	3.9±0.63	5.61±0.46	7.3±0.23
0.1N	6.0±0.60	—	—
0.2N	8.2±0.60	—	—
0.5N	13.8±0.63	7.17±0.13	11.0±1.21
1.0N	24.2±0.46	9.13±0.35	20.4±1.03
Опыт II			
—N	2.8±0.32	2.82±0.40	6.02±0.66
0.1N	4.6±0.46	—	—
0.2N	7.0±0.60	—	—
0.5N	10.2±0.92	4.54±0.61 *	9.18±0.53
1.0N	16.1±0.46	8.11±0.70	14.70±1.03

* Достоверность разности между вариантами — —N и 0.5 N равна 93.4.

Одним из основных путей депонирования азота в безвредной для растения форме является амидирование (Прянишников, 1895, 1924, 1928; Vickery и др., 1937, 1940; Steward, Pollard, 1957; Кретович, 1965, 1972; Bonner, 1965; Евстигнеева, 1970), поэтому параллельно с определением свободного аммиака были проведены определения амидного азота в целых корнях и их растущих частях (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Содержание амидного азота в корнях кукурузы ($n \cdot 10^{-2}$ % от воздушно-сухого веса) в зависимости от условий азотного питания

Вариант	Корень в целом	Апикальная часть корня (2 мм)	Зона растяжения
	Опыт I		
—N	9.8±0.42	7.8±0.17	16.1±0.02
0.1N	15.9±0.60	—	—
0.2N	19.7±0.63	—	—
0.5N	36.1±0.49	14.5±0.31	42.2±0.54
1.0N	58.1±0.63	18.1±0.40	50.6±0.52
	Опыт II		
—N	6.6±0.39	5.41±0.66	9.07±0.88
0.1N	12.1±0.32	—	—
0.2N	18.3±0.49	—	—
0.5N	28.0±0.67	9.37±1.15	14.48±1.01
1.0N	49.4±0.49	14.80±0.71	22.12±1.20

Из табл. 4 следует, что увеличение дозы азота в питательном растворе приводит к усиленному накоплению амидов в корнях кукурузы и их растущих частях. Содержание амидного азота в 1.5—2 раза превышает содержание свободного аммиака. Так как интенсификация любого биохимического процесса возможна лишь при усиленном образовании в ткани исходных субстратов, то усиленное амидирование, наблюдаемое в корнях при повышении уровня азотного питания, косвенно свидетельствует о большой скорости появления в тканях корня свободного аммиака, который быстро амидируется. Определенный параллелизм в накоплении аммиака и амидов в проростках пшеницы наблюдала А. Н. Пономарева (1967). Усиленное амидирование, происходящее при увеличении дозы азота в питательном растворе, не устраняет различий в содержании свободного аммиака в корнях растений сравниваемых вариантов.

Накопление аммиака в тканях корня (табл. 3) коррелирует с ослаблением его роста (табл. 1). Следовательно, в обогащении тканей корня аммиаком можно видеть причину замедления роста корня при увеличении дозы азота в питательном растворе.

Сопоставление материалов табл. 1 и 3 показывает, что между степенью ослабления роста корня и накоплением аммиака в его тканях нет прямой пропорциональности. Максимальное подавление роста корня (на 26—33%) достигается минимальным увеличением содержания аммиака (на $1.8—2.1 \cdot 10^{-2}$%). Для удобства сопоставления степени подавления роста корня аммиаком при различном его содержании в корне было введено понятие «удельной ингибирующей активности» (Данилова, 1966). Под удельной ингибирующей активностью мы понимаем интенсивность подавления процесса (в данном случае — роста) единицей содержания ингибитора. В настоящей работе за удельную ингибирующую активность аммиака принята величина снижения прироста корня (в мм), вызываемого увеличением содержания аммиака в его тканях на 0.01% от воздушно-сухого веса. Результаты расчета удельной ингибирующей активности аммиака приведены в табл. 5,[2] из которой видно, что с увеличением содержания аммиака в тканях корня его удельная ингибирующая

[2] По техническим причинам определения содержания аммиака и интенсивности роста корня были проведены в разных опытах. При расчете удельной ингибирующей активности аммиака были использованы результаты всех экспериментов, поэтому для каждого интервала концентрации получены четыре величины удельной ингибирующей активности.

активность падает. Следовательно, ростовые процессы в корне отличаются повышенной чувствительностью к низким концентрациям аммиака (в пределах примененных в настоящей работе доз азота).

ТАБЛИЦА 5

Изменение удельной ингибирующей активности аммиака при варьировании содержания азота в питательном растворе

Интервал концентрации азота в питательном растворе (дозы)	Изменение содержания аммиака в корне, $n \cdot 10^{-2}$%		Уменьшение среднесуточного прироста корней, мм		Удельная ингибирующая активность аммиака, мм 0.01%			
	опыт I	опыт II	опыт 1	опыт 2	1/I	2/I	1/II	2/II
—N—0.1N	2.1	1.8	8.8	6.7	4.19	3.19	4.89	3.73
0.1N—0.2N	2.2	2.4	4.0	2.5	1.82	1.14	1.67	1.04
0.2N—0.5N	5.6	3.2	2.1	3.7	0.37	0.661	0.656	1.16
0.5N—1.0N	10.0	5.9	2.75	3.35	0.264	0.322	0.467	0.568

Определенный параллелизм, существующий между эффектом подавления роста корня единицей азота питательного раствора и удельной ингибирующей активностью аммиака, содержащегося в корне, при варьировании концентрации азота в питательном растворе, служит дополнительным подтверждением правильности предположения, что влияние условий азотного питания на рост корней осуществляется через аммиак. Однако не следует видеть в аммиаке единственную причину задержки роста корня при усилении азотного питания. Аммиак — всего лишь звено в длинной цепи процессов, связывающих рост с азотным питанием (биосинтезы компонентов клеточных структур, метаболизм стимуляторов и ингибиторов роста, энергетический обмен и пр.). Но аммиак занимает ключевое положение в азотном метаболизме. Он является тем конечным продуктом превращений неорганического азота независимо от его источников, который непосредственно ассимилируется растением (Кретович, 1965, 1972). Поэтому аммиак можно рассматривать как первое звено в цепи процессов, в конечном счете определяющих интенсивность роста корня в зависимости от условий азотного питания. В таком случае за аммиаком следует признать роль регулятора ростовой реакции корня на условия азотного питания.

Своеобразие аммиака как регулятора ростовой реакции заключается в двойственном характере его влияния на состояние клеток (Данилова, 1966). Аммиак для растения — и важнейший элемент питания, и яд. Ассимилированный растением и вошедший в состав органических молекул аммиак играет важную роль в процессах синтеза и постоянного обновления белка. Оставаясь в свободном состоянии, аммиак отравляет клетку, нарушает ее энергетический обмен, изменяет свойства белковых макромолекул (Spikes и др., 1955; Ohmura, 1958; Krogmann и др., 1959; Альтергот, 1960, 1962; Vines, Wedding, 1960; Мартинсон, Тяхепыльд, 1961; Сиянова, 1965а, б; Джаврзян, 1965). Регулирующее действие аммиака возможно лишь в пределах низких его концентраций, так как при высоком содержании аммиака в ткани его действие на орган будет односторонне токсичным. При низких концентрациях аммиака каждая его молекула потенциально имеет и питательное, и токсическое значение. Реализация этих возможностей зависит от ряда внутренних и внешних условий, среди которых наиболее важно соотношение скоростей процессов появления и исчезновения аммиака и его акцепторов в растительных тканях. При низких концентрациях регулирующее действие его обусловлено динамическим равновесием между содержанием свободного и связанного аммиака. Это динамическое равновесие делает возможным одновременное существование аммиака в стимулирующем (NH_3 связанный) и угнетающем рост (NH_3 свободный) состояниях. Соотношение этих форм аммиака

зависит от всей подвижной метаболической системы ткани корня. Следовательно, регуляторная функция аммиака, обеспечивающая приспособительную ростовую реакцию корня на условия азотного питания, теснейшим образом связана с физиологическим состоянием растения.

Регулирующая роль аммиака в ростовой реакции корня на условия азотного питания заключается в следующем (Данилова, 1966): при недостатке или отсутствии азота в питательной среде содержание свободного аммиака в тканях корня сводится к минимуму; это приводит к усиленному росту корня, обеспечивающему поиск источника азота и соприкосновение с ним корня; в ходе азотного питания корень обогащается аммиаком, уже первые небольшие дозы аммиака, появившиеся в корне, тормозят его рост, обеспечивая максимальное использование азота в достигнутом очаге питания. Образно выражаясь, аммиак, появляясь в корне при азотном питании, «выключает» рост корня; исчезая при азотном дефиците, он «включает» его.

Таким образом, роль фактора, определяющего рост корня в зависимости от условий азотного питания, играет простейший по химическому составу неорганический азотный метаболит, являющийся «альфой и омегой азотного обмена» (Прянишников, 1916).

Выводы

1. Ростовая реакция корней на условия азотного питания отлична от ростовой реакции надземных органов: рост корня проростка в длину достигает максимальной интенсивности при полном отсутствии азота в питательном растворе. Снижение уровня азотного питания ведет к абсолютному и относительному увеличению веса корня проростка.

2. Увеличение содержания азота в питательном растворе в области низких его концентраций вызывает относительно большее (на единицу добавляемого азота) угнетение роста корня, чем в области высоких концентраций.

3. Торможение роста корня при увеличении дозы азота в питательном растворе связано с накоплением аммиака в корне, в том числе и в его растущих частях. Аммиак — регулятор ростовой реакции корня на условия азотного питания, первое звено в цепи процессов, ведущих к изменению скорости его роста под влиянием этих условий.

4. Ростовые процессы в корне наиболее чувствительны к низким концентрациям аммиака; удельная ингибирующая активность аммиака возрастает с понижением его содержания в корне.

5. Содержание амидов в корнях и их растущих частях повышается с увеличением концентрации азота в питательном растворе.

6. Усиление роста корня при недостатке азота — активная поисковая приспособительная реакция растения, направленная на преодоление недостаточности азотного питания.

ЛИТЕРАТУРА

Альтергот В. Ф. (1937). Самоотравление растительной клетки при высоких температурах как результат необратимого хода биохимических процессов. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 1, 2. — Альтергот В. Ф. (1960). Направленность обмена веществ при перегреве растений и вопросы их теплоустойчивости. В кн.: Физиология устойчивости растений. — Альтергот В. Ф. (1962). Физиологические основы эффективного использования гербицидов и удобрений на посевах зерновых в Западной Сибири. Изв. СО АН СССР, 9. — Бойчук О. Б. (1963). Распределение и динамика ростовых веществ в органах томата в связи с влиянием условий азотного питания. Авторефер. канд. дисс. — Ваклинова С. Г., Н. Г. Доман, Б. А. Рубин. (1958). Влияние разных форм азота на продукты ассимиляции листьев и их распределение между надземными и подземными органами в проростках кукурузы. Физиол. раст., 5, 6. — Воронин Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. пед. инст., 13. — Данилова Н. С. (1965). Влияние условий азотного питания на рост корней. Агрохимия, 6. — Данилова Н. С. (1966). Влияние условий азотного питания на рост корней растений. Канд. дисс. ИФР АН СССР, М. — Данилова Н. С. (1967). Изменения в азотном

обмене растений, обеспечивающие усиленный рост корней при недостатке азота. Агрохимия, 6. — Д ж а в р ш я н Д. М. (1965). Спектральное исследование влияния экстремальных факторов (аммиака, температуры, дефицита воды) на листья растений. Уч. зап. Казанск. унив., 124, 7. — Д и к у с а р И. Г. (1926). Влияние нитритов на рост растений в темноте и на свету. Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ (ТСХА), 13. — Д о б р у н о в Л. Г. (1956). Физиологические изменения в онтогенезе растений. — Е в с т и г н е е в а З. Г. (1970). Ассимиляция аммиака и его регулирующая роль в азотном метаболизме растений. Докт. дисс. Инст. биохим. АН СССР, М. — З е д и н г Г. (1955). Ростовые вещества растений. — К л и м е н к о В. Г. (1950). Азотосодержащие вещества кукурузы. Уч. зап. Черновицк. унив., сер. биол., 7, 2. — К о л о с о в И. И. (1962). Поглотительная деятельность корневых систем растений. — К р е т о в и ч В. Л. (1965). Важнейшие проблемы биосинтеза аминокислот и амидов у растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — К р е т о в и ч В. Л. (1972). Обмен азота в растениях. — К у л а е в а О. Н. (1959). Обмен веществ корней тыквы в связи с усвоением аммонийного азота. Канд. дисс. ИФР АН СССР, М. — М а р т и н с о н Э. Э., Л. Я. Т я х е п ы л ь д. (1961). Влияние аммиака, глютаминовой кислоты и мочевины на прижизненные изменения макроструктуры белков мозга в связи с функциональным состоянием. Биохимия, 26, 6. — М и н и н а Е. Г. (1935). Физиологические основы техники внесения удобрений. Тр. Всес. инст. удобр., агротехн. и агропочвовед., 8. — П о н о м а р е в а А. Н. (1967). Динамика низкомолекулярных азотистых соединений в онтогенезе пшеницы. Физиол. раст., 14, 6. — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1895). О распадении белковых веществ при прорастании. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1914). Об отношении этиолированных проростков кукурузы и люпина к аммиаку и нитратам. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1916). Аммиак как альфа и омега обмена азотистых веществ в растении. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1924). К вопросу об единстве основных превращений азотистых веществ в растительном и животном организме. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1928). О факторах, влияющих на отношение растений к аммиаку как источнику азота. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1945). Азот в жизни растений и в земледелии СССР. Избр. соч., 2 (1953). — П р я н и ш н и к о в Д. Н. (1947). Обмен азотистых веществ и питание растений. Избр. соч., 2 (1953). — Р а т н е р Е. И., С. Ф. У х и н а. (1961). Метаболизм корней в связи с поглощением и усвоением растениями аминокислот. Изв. АН СССР, сер. биол., 6. — Р а т н е р Е. И., С. Ф. У х и н а. (1963). Ход превращений поглощенных извне аминокислот в корнях кукурузы. Физиол. раст., 10, 1. — С е р е б р я к о в И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — С и я н о в а Н. С. (1965а). Влияние аммиака на фотосинтез растений. Автореф. канд. дисс. — С и я н о в а Н. С. (1965б). Влияние аммиака на фотосинтетический метаболизм углерода и водный режим листьев растений. Уч. зап. Казанск. унив., 124, 7. — С о к о л о в А. В. (1936). Значение распределения в почве удобрений для урожая растений и развития их корневой системы. В кн.: Почвоведение и агрохимия. — С о к о л о в А. В. (1947). Распределение питательных веществ в почве и урожай растений. — С т а н к о в Н. В. (1964). Корневая система полевых культур. — С у х о р у к о в К. Т. (1937). Изучение признаков устойчивости сортов хлопчатника к вилту и гоммозу. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР. 2, 1. — Т и м и р я з е в К. А. (1901). Столетние итоги физиологии растений. Избр. соч., 2 (1949). — Ш т а р к е н ш т е й н Э., Э. Р о с т, И. П о л ь. (1931). Токсикология. — A b e r g B. (1957). Auxin relations in roots. Ann. Rev. Plant Physiol., 8 : 153. — A v e r y G. S. J., P. R. B u r k h o l d e r, H. B. C r e i g h t o n. (1936). Plant hormones and mineral nutrition. Proceed. Nat. Acad. Sci., 22, 12 : 673. — A v e r y G. S., L. P o t t o r f. (1945). Auxin and nitrogen relation in green plants. Amer. J. Bot., 32, 10 : 666. — B o n n e r J. (1965). Plant biochemistry. — B o s e n m a r k N. O. (1954). The influence of nitrogen on root development. Physiol. plantarum, 7, 3 : 497. — G e n t z k o w C. J. (1942). An accurate method for the determination of blood urea nitrogen by direct nesslerization. J. biol. Chem., 143, 2 : 531. — G r a č a n i n M. (1932). Istraživenja relacije izmedu duljinskog rasta korijeneva sistema i sadržine fiziološki aktivnog dušika u hranljivom supstratu. Rad jugoslavensk. Akad. znanosti i umjet., 244 : 94. — G r a č a n i n M. (1939). Novi prilog utjecaja dušika na rasvoj korijenova sistema leguminosa. Poljop. šumar. fac. univ. Zagreb, 4. — H i l l m a n W. S., A. W. G a l s t o n. (1961). The effect of external factors on auxin content. Handbuch Pflanzenphysiol., 14 : 683. — J a c o l i n O. (1965). Properties physiques et chimiques de l'ammoniac. Bibliograph. Com. energie atomique, 57. — K r o g m a n n D. W., A. T. J a g e n d o r f, M. A v r o n. (1959). Uncouples of spinach chloroplasts photosynthetic phosphorylation. Plant physiol., 34, 3 : 272. — O h m u r a T. (1958). Photophosphorylation by chloroplasts. J. biochem., 45, 5 : 319. — O l s o n R. A., A. F. D r e i e r. (1956). Nitrogen, a key factor in fertilizer phosphorus efficiency. Proceed. Amer. Soc. Soil Sci., 20, 4 : 509. — S p i k e s J. D., R. L u m r y, J. S. R i e s k e. (1955). Inhibition of the photochemical activity of isolated chloroplasts. I. Salts. Arch. Biochem., Biophys., 55, 1 : 25. — S t e w a r d F. C., I. K. P o l l a r d. (1957). Nitrogen metabolism in plant. Ann. Rev. plant physiol., 8 : 65. — T u r n e r T. W. (1922). Studies of the mechanism of the physiological effects of certain mineral salt in altering the ratio of top growth to root growth in seed plants. Amer. J. Bot., 9, 8. — V i c k e r y H. B., G. W. P u c h e r, A. J. W a k e m a n, C. S. L e a v e n w o r t h. (1937). Metabolism of amides in green plants. J. biol. Chem., 119, 1 : 369. — V i c k e r y H. B., G. W. P u c h e r, R. S c h o e n h e i m e r, D. R i t t e n b e r g. (1940). The assimilation of am-

monia nitrogen by the tobacco plant. J. biol. Chem., 135, 2. — V i n e s H. M., R. T. W e d d i n g. (1960). Some effects of ammonia on plant metabolism and possible mechanism of ammonia toxicity. Plant physiol., 35, 6 : 820. — W i l k i n s o n S. R., A. J. O h l o g g e. (1964). Mechanism for nitrogen-increased shoot/root ratios. Nature, 204, 4961 : 902.

Московский Государственный заочный педагогический институт.

Получено 27 VIII 1974.

УДК 581.47.003.123 : 581.45 : 582.734.6 : 581.5

В. Г. Николаевский

КОЛИЧЕСТВЕННО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЧЕРЕШКА И ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЛИВОВЫХ (*PRUNOIDEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

V. G. NIKOLAEVSKY. QUANTITATIVE ANATOMICAL PARAMETERS OF PETIOLE AND LEAF PLATE IN SOME SPECIES OF *PRUNOIDEAE* IN CONNECTION WITH THEIR ECOLOGICAL SPECIFICITIES

На основании сравнительного количественно-анатомического исследования листовых пластинок и черешков 12 видов подсемейства *Prunoideae*, отличающихся характером экологии, установлено, что в пределах этого подсемейства можно выделить по крайней мере две различные ветви экологической специализации, возникшие в процессе приспособления видов к недостатку воды, высокой температуре и инсоляции. С одной стороны, листья видов, представляющих две эти ветви, характеризуются рядом одинаковых адаптивных структурных признаков, а с другой — резко отличаются строением устьичного аппарата. Выявлены корреляции между структурными особенностями черешков и листовых пластинок у изученных видов.

Анатомическое строение вегетативных органов плодовых растений, относящихся к подсемейству сливовых (*Prunoideae*) семейства *Rosaceae* изучено достаточно подробно. В частности, имеется много материалов, показывающих связь между особенностями структуры листовых пластинок и экологией отдельных видов (Василевская, 1954; Несмеянова, 1962; Барыкина, 1967; Быкова, 1969; Досужева, 1969; Ряднова, Лебедева, 1971; Тихомолов, 1973, и др.). Однако в литературе почти нет данных, посвященных строению черешков листьев этих растений.

Строение черешков в последние десятилетия все больше и больше привлекает внимание исследователей-анатомов. Вместе с тем черешки изучаются главным образом с точки зрения филогении и таксономии, в то время как вопросам зависимости анатомии черешков от экологии и физиологии растений почти не уделяется внимание.

Учитывая изложенное, мы поставили задачу изучить особенности строения (с привлечением количественно-анатомических методов) черешков ряда видов подсемейства *Prunoideae*, отличающихся характером экологии. Для выяснения коррелятивной связи между особенностями строения черешка и листовой пластинки у разных видов параллельно было проведено изучение и последней.

Материал и методика

Материал для исследования собирался на территории Северного Кавказа. Образцы листьев культурных форм были отобраны в дендрариях и садах ряда ботанических и сельскохозяйственных учреждений, дикорастущие виды собирались в наиболее типичных для них местообитаниях. Работа проводилась в 1970—1973 гг. Всего было изучено 12 видов — по 1—

4 представителя наиболее распространенных в СССР и важных в хозяйственном отношении родов *Prunoideae* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количественные показатели анатомической структуры пластинки листа различных видов подсемейства *Prunoideae*

Вид, сорт	Площадь пластинки листа, $дм^2$	Толщина пластинки листа, мкм	Соотношение толщины столбчатого и губчатого мезофилла	Число устьиц		Длина устьиц, мкм	Толщина верхнего эпидермиса, % от толщины листа	Длина жилок, $мм/мм^2$
				на 1 $мм^2$ поверхности листа	на 1 $мм^3$ объема листа			
Padus racemosa	0.355	152	0.9	395	2590	28.3	13.1	9.0
Cerasus avium	0.428	160	1.0	462	2880	27.7	18.0	10.2
Laurocerasus officinalis	0.421	242	0.6	163	674	34.9	11.0	4.4
Cerasus vulgaris, Подбельская	0.366	220	1.3	312	1420	32.3	16.2	9.8
C. mahaleb	0.125	211	1.4	394	1863	28.7	12.9	11.4
C. fruticosa	0.048	252	0.9	303	1202	32.3	17.8	11.5
Prunus divaricata	0.120	150	1.5	652	4720	20.0	17.0	12.6
P. spinosa	0.082	181	—	884	5030	24.0	14.0	11.7
Armeniaca vulgaris, Краснощекий	0.336	185	1.2	470	2540	32.8	19.1	12.1
Persica vulgaris, Душистый	0.386	160	1.2	272	1700	30.9	15.0	13.6
Amygdalus communis	0.141	170	—	220	1295	31.0	12.9	13.0
A. nana	0.054	224	1.5	258	1152	39.0	11.2	11.2

Отбор образцов, фиксация и приготовление препаратов производились по общепринятой методике (Прозина, 1960). Было исследовано по 10—20 листьев каждого вида, собранных в июле—августе с периферийной части кроны и со средней части годичных вегетативных побегов. Определялись следующие количественно-анатомические показатели: толщина пластинки листа и слагающих ее тканей; число устьиц, приходящихся на единицу поверхности и объема листа; размер устьиц; длина жилок на единице поверхности листа; соотношение тканей на поперечном срезе черешка; относительный объем сосудов в ксилеме черешка, а также относительные коэффициенты — отношение площади проводящих тканей на поперечном срезе черешка к поверхности и объему листа. Помимо количественных, определялись и качественные показатели — характер строения разных тканей в листе и черешке. Методика количественно-анатомических исследований изложена в наших предыдущих работах (Николаевский, 1964; Николаевский и др., 1974). Все количественные определения производились на участках растений, взятых из середины листовой пластинки и средней по длине зоны черешка. Биометрические показатели обрабатывались методами вариационной статистики (Урбах, 1964). В наших исследованиях коэффициент варьирования не превышал 10—20%, а ошибка среднего арифметического — 1—3%.

Результаты исследований

Судя по литературным данным (Флора СССР, X, 1941; Драгавцев, Трусевич, 1970; Жуковский, 1971), из изученных нами представителей *Prunoideae* к наиболее характерным мезофитам можно отнести черемуху обыкновенную *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. — типичное лесное растение северной и средней полосы Европы и Западной Сибири. Черешня *Cerasus avium* (L.) Moench также произрастает в лесах и по их опушкам, но в более южных районах. Вечнозеленый третичный реликт — лавровишня аптечная *Laurocerasus officinalis* M. Roem. — является сциомезофитом, так как встречается главным образом в тенистых и влажных лиственных лесах Кавказа.

С другой стороны, наименьшей требовательностью к влаге, наибольшей гелиофильностью и жаровыносливостью характеризуются изученные виды миндаля (*Amygdalus communis* L., *A. nana* L.) и абрикос *Armeniaca vulgaris* Lam. Алыча *Prunus divaricata* Ledeb., терн *Prunus spinosa* L., персик *Persica vulgaris* Mill. и вишня степная *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron. также относятся к светолюбивым и жаровыносливым растениям, но они несколько более требовательны к влаге, чем миндаль и абрикос. Вишня обыкновенная *Cerasus vulgaris* Mill. и магалебская *C. mahaleb* (L.) Mill. по своим экологическим особенностям занимают промежуточное положение между двумя крайними группами, описанными выше.

Полученные нами материалы показали, что, как и следовало ожидать, из всех изученных пород наименее специализированная, наиболее типичная мезоморфная структура характерна для листьев черемухи (табл. 1, 2; рис. 1, 2). Основные анатомические признаки, свойственные мезофитам зоны летнезеленых широколиственных лесов, не раз описывались в литературе (см., например, работу В. К. Василевской, 1965), поэтому мы на особенностях строения листьев черемухи не останавливаемся. По анатомическим показателям к черемухе очень близка черешня, но последней свойственны и некоторые ксероморфные признаки — увеличение степени развития столбчатого мезофилла и верхнего эпидермиса листа, увеличение густоты устьиц на 1 мм^2 (на 17%) и числа устьиц, приходящихся на единицу объема листовой пластинки (на 11%).

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели структуры черешка листа различных видов подсемейства *Prunoideae*

Вид, сорт	Соотношение тканей на поперечном срезе черешка, %				Соотношение площадей флоэмы и ксилемы	Площадь просветов сосудов на поперечном срезе ксилемы, %	Площадь тканей поперечного среза черешка, приходящаяся на единицу поверхности листа, мм²/дм²			Площадь тканей поперечного среза черешка, приходящаяся на единицу объема листа, мм²/см³		
	паренхима	флоэма	ксилема	флоэма и ксилема			флоэма	ксилема	флоэма и ксилема	флоэма	ксилема	флоэма и ксилема
Padus racemosa	86.4	6.4	7.2	13.6	0.89	38.2	0.38	0.43	0.81	0.25	0.28	0.53
Cerasus avium	86.3	6.9	6.7	13.6	1.04	36.5	0.41	0.39	0.80	0.26	0.25	0.51
Laurocerasus officinalis	92.3	3.0	4.9	7.9	0.62	39.0	0.20	0.32	0.52	0.08	0.13	0.21
Cerasus vulgaris, Подбельская	81.5	8.7	9.7	18.4	0.89	45.5	0.65	0.73	1.38	0.30	0.31	0.61
C. mahaleb	82.6	9.5	7.9	17.4	1.20	47.0	0.75	0.63	1.38	0.36	0.30	0.66
C. fruticosa	85.3	7.4	7.4	14.8	1.00	20.0	1.25	1.27	2.52	0.49	0.51	1.00
Prunus divaricata	83.7	8.7	7.4	16.1	1.18	39.3	0.71	0.61	1.32	0.52	0.44	0.96
P. spinosa	80.9	9.6	9.3	18.9	1.04	26.0	0.97	0.93	1.90	0.55	0.53	1.08
Armeniaca vulgaris, Краснощекий	83.6	8.8	7.6	16.4	1.15	40.5	0.63	0.56	1.19	0.35	0.30	0.65
Persica vulgaris, Душистый	83.1	9.9	6.9	16.8	1.43	47.3	0.61	0.43	1.04	0.38	0.27	0.65
Amygdalus communis	82.8	8.8	8.4	17.2	1.04	46.2	0.74	0.72	1.46	0.43	0.42	0.85
A. nana	80.4	9.7	9.9	19.6	0.98	41.7	1.52	1.57	3.09	0.67	0.70	1.37

Структура листьев лавровишни характеризуется рядом специфических черт, свидетельствующих об адаптации этого вида к условиям влажного тенистого леса. Сравнительный анализ показывает, что листья лавровишни отличаются от листьев черемухи и черешни: 1) бо́льшими размерами; 2) слабо развитым столбчатым мезофиллом, состоящим из несколько вытянутых в длину клеток; 3) значительно меньшим (в 2.4—3.8 раза) количеством устьиц, приходящихся на единицу поверхности и единицу объема листа; 4) довольно большими размерами замыкающих кле-

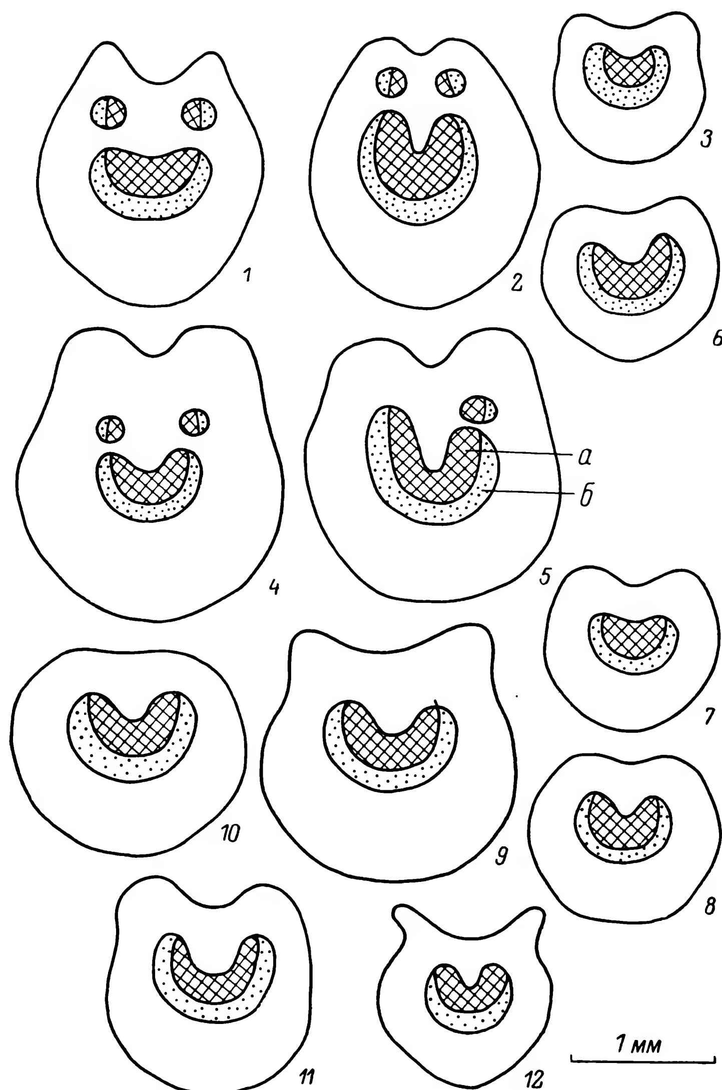


Рис. 1. Схемы поперечных срезов черешков листьев видов *Prunoideae*.

а — ксилема, *б* — флоэма. *1* — *Padus racemosa*, *2* — *Cerasus avium*, *3* — *Prunus divaricata*, *4* — *Laurocerasus officinalis*, *5* — *Cerasus vulgaris*, *6* — *Prunus spinosa*, *7* — *Cerasus fruticosa*, *8* — *C. mahaleb*, *9* — *Persica vulgaris*, *10* — *Armeniaca vulgaris*, *11* — *Amygdalus communis*, *12* — *A. nana*.

ток устьиц; 5) слабее развитой сетью жилок (в 2 раза); 6) меньшим развитием проводящих тканей в черешке (в 1.5—1.7 раза). На каждую единицу поверхности листа лавровишни приходится в 1.3—1.9 раза, а на единицу объема — в 2—3 раза меньше проводящих тканей на поперечном срезе черешка (табл. 1 и 2).

Исследованные нами гелиофильные и засухоустойчивые виды сливовых также отличаются от черемухи и черешни значительно большей специализацией структуры листа, но в этом случае она носит явно выраженный ксерогелиоморфный характер. Сильнее всего эта специализация проявляется у терна, вишни степной и видов миндаля, несколько слабее — у алычи, персика, абрикоса и остальных видов вишни.

Листья этих видов по сравнению с листьями черемухи характеризуются следующими особенностями (табл. 1, 2; рис. 1, 2).

1. Уменьшением площади листовых пластинок (в 3—5 раз, за исключением персика, абрикоса, вишни обыкновенной), но увеличением их толщины (в 1.1—1.4 раза, за исключением алычи и персика).

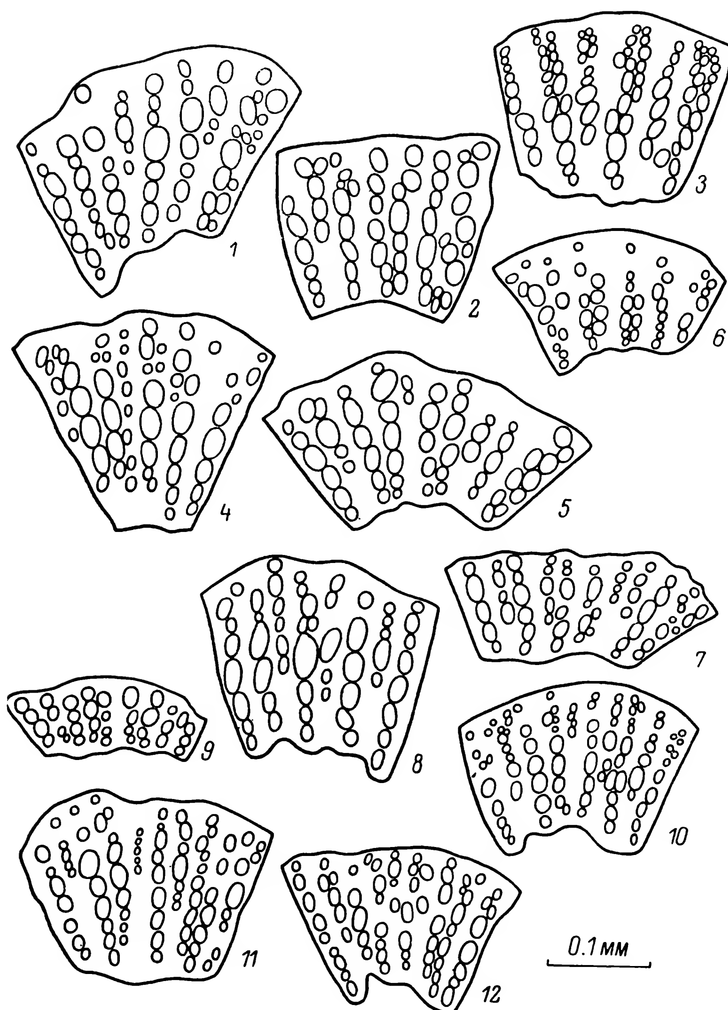


Рис. 2. Схемы участков ксилемы черешков листьев видов *Prunoideae* (поперечный срез).

1 — *Padus racemosa*, 2 — *Cerasus avium*, 3 — *Laurocerasus officinalis*, 4 — *Cerasus vulgaris*, 5 — *C. mahaleb*, 6 — *C. fruticosa*, 7 — *Prunus divaricata*, 8 — *Armeniaca vulgaris*, 9 — *Amygdalus communis*, 10 — *Prunus spinosa*, 11 — *Persica vulgaris*, 12 — *Amygdalus nana*.

2. Увеличением степени развития столбчатого мезофилла (почти у всех, за исключением вишни степной), которое у ряда видов сопровождается появлением тенденции к формированию на месте губчатого мезофилла рядов палисадных клеток (алыча, персик, абрикос, вишня магалебская, миндаль степной) или образованием настоящего изопалисадного листа (миндаль обыкновенный, терн).

3. Наличием войлочного опушения на нижнем эпидермисе листа (терн).

4. Увеличением степени развития верхнего эпидермиса, причем, как правило, у видов с типичными изопалисадными листьями (терн, миндаль обыкновенный) это увеличение проявляется значительно меньше, чем у видов, где изопалисадность выражена слабее (абрикос, алыча, персик) или вовсе отсутствует (вишня степная и обыкновенная). Исключением является вишня магалебская, слабо изопалисадные листья которой по степени развития верхнего эпидермиса не отличаются от листьев черемухи.

5. Увеличением густоты жилок на единице поверхности листа (в 1.1—1.5 раза).

6. Уменьшением степени дискретности проводящей системы в черешках. Так, у абрикоса, персика, алычи, вишни магалебской и степной, видов миндаля проводящая система в черешках представлена одним крупным массивом васкулярных тканей, имеющих на поперечном срезе полулунную или подковообразную форму, в то время как у черемухи и черешни, помимо описанного массива ксилемы и флоэмы, имеются два (редко четыре) более или менее крупных проводящих пучка, лежащих на некотором расстоянии от его окончаний.

7. Увеличением относительной площади проводящих тканей на поперечном срезе черешка (в 1.2—1.4 раза), причем это увеличение выражено сильнее у флоэмы, чем у ксилемы (соответственно в 1.2—1.6 и 1.03 — 1.3 раза), в связи с чем у большинства видов возрастает и отношение площади флоэмы к площади ксилемы (в 1.2—1.6 раза). Интересно отметить, что растения с изопалисадными листьями (виды миндаля, терн) и слабо изопалисадными (персик, абрикос, алыча, вишня магалебская) почти не отличаются между собой по степени развития флоэмы в черешках (8.7—9.9% площади поперечного сечения черешка), в то время как ксилема у первых развита несколько больше (8.4—9.9%), чем у вторых (6.9—7.9%).

8. Увеличением относительных коэффициентов. У описываемых засухоустойчивых, гелиофильных и жаровыносливых видов на каждую единицу поверхности и объема листа приходится значительно больше площади поперечного сечения проводящих тканей черешка, чем у черемухи (флоэмы в 1.2—4.0 раза, ксилемы в 1.1—3.7 раза, суммы проводящих тканей в 1.2—3.8 раза). Таким образом, и в этом случае отмеченное увеличение относительных коэффициентов для флоэмы заметно больше, чем для ксилемы. Анализ полученных данных показывает, что во многих случаях у видов с изопалисадным строением мезофилла (терн, миндаль) относительные коэффициенты имеют более высокое значение, чем у видов со слабо изопалисадными и дорзивентральными листьями. Исключением является вишня степная, дорзивентральные листья которой отличаются высоким значением относительных коэффициентов.

Указанные выше признаки в большей или меньшей степени характеризуют все перечисленные виды, однако по целому ряду показателей они резко отличаются между собой и могут быть в связи с этим разделены на две группы. К первой относятся терн и алыча, ко второй — изученные виды вишни, миндаля и персик, абрикос же занимает промежуточное положение между ними.

Видам первой группы свойственна значительно бо́льшая, чем у черемухи, густота устьиц на 1 мм^2 нижнего эпидермиса (в 1.6—2.3 раза), а также большее число устьиц, приходящихся на каждую единицу объема листовой пластинки (в 1.8—1.9 раза). Вместе с тем у этих видов длина устьиц меньше, чем у черемухи (в 1.2—1.4 раза), но больше суммарная длина всех устьиц на единице поверхности листа (в 1.2—1.9 раза).

Совершенно иными показателями характеризуется устьичный аппарат видов второй группы. При сравнении с черемухой можно видеть, что у персика, видов миндаля, вишни степной и обыкновенной происходит уменьшение числа устьиц, приходящихся на единицу поверхности (в 1.2—1.8 раза) или объема листовой пластинки (в 1.3—2.2 раза). У этих видов устьица больше, чем у черемухи (на 9—38%), но несмотря на это, общая длина всех устьиц на 1 мм^2 листа у этих видов меньшая (в 1.1—1.6 раза). У вишни магалебской на каждую единицу объема листа также приходится значительно меньше устьиц, чем у черемухи (в 1.4 раза), но по другим показателям структуры устьичного аппарата эти виды почти не отличаются.

Помимо описанных особенностей строения, большинству видов второй группы свойственно увеличение (на 10—23%) относительной площади просветов сосудов в ксилеме черешков, в то время как алыча по этому показателю не отличается от черемухи, а у терна он уменьшается в 1.5 раза (табл. 1, рис. 2).

Обсуждение результатов исследований

Изложенные выше данные говорят о том, что в подсемействе *Prunoideae* можно выделить по крайней мере две разные ветви экологической специализации, возникшие в процессе приспособления видов к недостатку воды, высокой температуре и инсоляции. Листья видов, представляющих эти две ветви, с одной стороны, характеризуются рядом одинаковых адаптивных признаков (небольшими размерами листовых пластинок при увеличении их толщины, изменениями в строении мезофилла в сторону усиления его палисадности, более сильным развитием верхнего эпидермиса, большей густотой жилок, более мощным развитием проводящих тканей, особенно флоэмы, в черешках, увеличением относительного количества этих тканей, приходящихся на каждую единицу поверхности и объема листа), а с другой — резко различаются между собой строением устьичного аппарата. Иными словами, более сильное развитие проводящих тканей в черешке и более высокий уровень обеспечения этими тканями пластинки листа у изученных видов *Prunoideae* не зависят от густоты устьиц и их размеров, но в большинстве случаев тесно связаны с особенностями строения мезофилла.

О том, что у разных ксерофитов структура листа может быть весьма различной (что отражает разнообразие путей приспособления растений к неблагоприятным условиям), известно давно (Заленский, 1922; Максимов, 1926; Василевская, 1938, 1954; Shields, 1950; Григорьев, 1955, 1968). Для разных видов плодовых растений подобные данные были получены Н. Б. Быковой (1969) и В. Б. Тихомоловым (1973). Результаты наших исследований подтверждают это положение и в отношении древесных растений подсемейства *Prunoideae* и дают возможность еще раз подчеркнуть, что такие признаки, как большее число устьиц и их небольшие размеры, не всегда коррелируют, с одной стороны, с большей толщиной листа, более плотным смыканием мезофилла и его изопалисадностью, а с другой — с более высокой засухоустойчивостью и гелиофильностью растения. Точно так же, как показывают наши данные, степень относительного развития верхнего эпидермиса у листьев изученных видов часто обратно пропорциональна степени палисадности мезофилла, что свидетельствует по меньшей мере о двух возможностях приспособлений структуры растений к интенсивной инсоляции (первой — путем увеличения мощности верхнего эпидермиса при неизменном строении мезофилла, второй — напротив, путем увеличения степени палисадности мезофилла при неизменном развитии верхнего эпидермиса).

Из изложенных выше данных наших исследований видно, что у более ксерофильных и гелиофильных видов отмечено усиление развития проводящей системы в черешках листьев (причем флоэмы в большей степени, чем ксилемы). Как известно, литературные данные о влиянии недостаточного водоснабжения или повышения инсоляции на общее развитие проводящих тканей в осевых органах растений весьма противоречивы (Василевская, 1954). Авторы одних работ, посвященных изучению черешков листьев разных по экологии растений, утверждают, что у более засухоустойчивых форм земляники и плодовых растений проводящая система в черешках листьев развита слабее, чем у более влаголюбивых (Проценко, 1949; Медведева, Кушниренко, 1970), в то время как другие приходят к прямо противоположным выводам (Крупнов, 1968). Точно так же более интенсивное освещение вызывает увеличение отношения площади ксилемы к площади флоэмы на поперечных срезах стебля (Rübel, 1920), тогда как почвенная засуха, напротив, способствует слабому развитию ксилемы, но относительно более сильному развитию флоэмы (Коломыцев, 1965). В других случаях увеличение отношения площади флоэмы к площади ксилемы в черешках растений наблюдалось не под влиянием засухи, а, напротив, в условиях оптимального водоснабжения и минерального питания (Петинов, Прусакова, 1955). По данным Б. Р. Васильева (1969), более ксероморфные виды африканских саванн характеризуются более

мощным развитием флоэмы (по сравнению с ксилемой) в центральной жилке листа, что согласуется с нашими материалами. Подобные различия в структуре растений разных видов свидетельствуют о многообразии форм адаптации даже к одному и тому же фактору, что говорит о необходимости дальнейшего изучения этих явлений.

По данным многих авторов, изучавших модификационные реакции в строении растений на отдельные факторы среды, у экземпляров, выросших в условиях недостатка воды или повышенной инсоляции, значительно возрастает отношение площади ксилемы в черешке или стебле к площади соответственно пластинки листа или всех вышележащих на побеге листьев (Rübel, 1920; Huber, 1924; Лебединцева, 1926; Александров и др., 1927; Penfound, 1931; Курсанов и др., 1933; Александров, Джапаридзе, 1934; Серебряков, 1952, 1955). Согласно исследованиям А. Л. Курсанова с сотрудниками (1933), в этом случае возрастает также относительное развитие в черешках флоэмы, причем даже больше, чем ксилемы.

Необходимо подчеркнуть, что работ, выяснявших степень обеспеченности пластинки листа проводящими тканями черешка не в условиях экспериментального изменения условий среды (модификационная изменчивость), а у растений различных экологических групп (генотипическая изменчивость), в литературе почти нет. По этому вопросу имеются только некоторые сведения в работе А. Л. Крупнова (1968), установившего, что у более засухоустойчивых сортов сливы (*Prunus domestica* L.) увеличивается отношение площади ксилемы в черешке к площади листовой пластинки.

Таким образом, полученные нами данные о том, что у более засухоустойчивых, гелиофильных и жаровыносливых видов подсемейства *Prunoideae* на каждую единицу поверхности и объема листа приходится значительно бо́льшая площадь проводящих тканей черешка, подтверждают и расширяют упомянутые выше материалы других авторов и свидетельствуют, что в ходе экологической эволюции видов сливовых в направлении усиления ксеро- и гелиорезистентности в структуре их листьев происходили изменения, сходные с обычно наблюдающимися при фенотипической реакции растения на недостаток воды и сильное освещение.

Отмеченные нами у более специализированных видов подсемейства *Prunoideae* увеличение развития проводящей системы (и в первую очередь флоэмы) в черешках листьев, значительное увеличение площади проводящих тканей черешка (и главным образом флоэмы), приходящихся на единицу площади и объема листа, являются, на наш взгляд, вполне закономерными. Все указанные особенности строения являются, скорее всего, приспособлением, обеспечивающим более энергичное снабжение листа водой и питательными веществами, а также более интенсивный отток ассимилятов в связи с более лабильно (а в ряде случаев — и более энергично) протекающим у этих растений фотосинтезом. Подтверждение этой мысли — прямая связь упомянутых признаков структуры не с особенностями строения устьичного аппарата, а именно с характером строения мезофилла. Более мощное развитие палисадного мезофилла считается одним из наиболее общих признаков ксерофитизированных двудольных растений. Эта ткань является высоко специализированным типом ткани, приспособленным к выполнению функции фотосинтеза. Особенности ее строения способствуют также быстрому оттоку продуктов ассимиляции и в то же время облегчают снабжение листа водой (Haberlandt, 1924; Василевская, 1965; Эсау, 1969; Мокроносов и др., 1973). К сказанному можно добавить, что в литературе имеются данные, отрицающие связь степени развития проводящих путей в черешке листа с интенсивностью транспирации (Salisbury, 1913).

В заключение необходимо подчеркнуть, что проведенную работу мы считаем только первым шагом на пути к выяснению закономерностей анатомического строения черешков листьев растений и его корреляций с эколого-физиологическими особенностями последних, в связи с чем подобные исследования будут продолжены.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., О. Г. Александрова, А. С. Тимофеев. (1927). Опыт количественного учета водопроводящей системы стебля и черешков. Тр. Лен. общ. естествоисп., 57, 3. — Александров В. Г., Л. И. Джапаридзе. (1934). Материалы к познанию мощности проводящей воду системы в листовых черешках. Бот. ж., 19, 2. — Барыкина Р. П. (1967). Анатомический анализ вегетативных органов степного миндаля (*Amygdalus nana*). Вестн. МГУ, 3. — Быкова Н. Б. (1969). Анатомическое строение листа некоторых видов *Amygdalus* L. Бот. ж., 54, 11. — Василевская В. К. (1938). О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений. Бот. ж., 23, 4. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Василевская В. К. (1965). Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Васильев Б. Р. (1969). К анатомии листа некоторых *Combretaceae* западноафриканской саванны. Бот. ж., 54, 7. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофитизации высших растений. — Григорьев Ю. С. (1968). О некоторых общих закономерностях ксерофитизации высших растений. Проблемы освоения пустынь, 5. — Досужева Т. В. (1969). Сравнительно-анатомическая характеристика листьев некоторых видов рода *Armeniaca* Mill. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Драгавцев А. П., Г. В. Трусевич. (1970). Южное плодоводство. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи. — Заленский В. Р. (1922). О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока. Сельское и лесное хозяйство, 1—2. — Коломыцев Г. Г. (1965). Анатомическая структура стебля травянистых мезофитов при почвенной засухе. Пробл. совр. бот., 2. — Крупнов А. Л. (1968). Анатомо-морфологические особенности сортов сливы в связи с их засухоустойчивостью, скороплодностью и светолюбием. Тр. Крым. опыт.-селекц. ст., 4. — Курсанов А., В. Благовещенский, М. Казакова. (1933). Влияние влажности почвы на физиологические процессы и химический состав сахарной свеклы. Бюлл. МОИП, отд. биол., 42, 2. — Лебединцева Е. В. (1926). Физиологические и анатомические особенности у растений, выросших в сухой и влажной атмосфере. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 25, 4. — Максимов Н. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости растений. Прилож. 26 к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 21, 1. — Медведева Т. Н., М. Д. Кушниренко. (1970). Особенности анатомического строения надземных вегетативных органов плодовых культур в связи с засухоустойчивостью и уровнем влагообеспеченности. В кн.: Водный режим плодовых культур. — Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова, Е. А. Бубнова, И. В. Кобелева. (1973). Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа. Физиол. раст., 20, 6. — Несмеянова А. Д. (1962). Сравнительное эколого-анатомическое исследование листьев *Aflatunia ulmifolia* и двух видов *Amygdalus*. Бот. ж., 47, 3. — Николаевский В. Г. (1964). К методике количественно-анатомического изучения влияния внешней среды на структуру вегетативных органов высших растений. Бот. ж., 49, 6. — Николаевский В. Г., А. А. Олисаев, С. А. Чеботаева. (1974). Влияние высоты местности над уровнем моря на анатомическое строение листьев плодовых растений. Тр. Сев.-Кавк. науч.-иссл. инст. горн. и предгорн. сельск. хоз., 1. — Петинов Н. С., Л. Д. Прусакова. (1955). Анатомо-физиологические изменения сахарной свеклы в связи с повышением ее продуктивности. Физиол. раст., 2, 5. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Проценко Д. Ф. (1949). Анатомическая структура черешка как показатель засухоустойчивости земляники. Наук. зап. Київськ. унів., 8, 5. Тр. бот. сада, 20. — Ряднова И. М., Т. А. Лебедева. (1971). К вопросу о показателях засухоустойчивости отдельных сортов персика. Тр. Крым. опыт.-селекц. ст., 6. — Серебряков И. Г. (1952). Материалы по изучению географической изменчивости сеянцев дуба от полупустыни до хвойно-широколиственных лесов. Бот. ж., 37, 6. — Серебряков И. Г. (1955). К вопросу о подсыхании сеянцев дуба в районе Камышина и Сталинграда. Уч. зап. Москов. гор. пед. инст., 29, каф. бот. — Тихомолов В. Б. (1973). Анатомические особенности листьев некоторых представителей подсемейства сливовых (*Prunoideae*) в связи с их засухоустойчивостью. Автореф. канд. дисс. Краснодар. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Haberlandt H. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie. — Huber B. (1924). Die Beurteilung des Wasserhauschaltes der Pflanzen. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. Jahrb. wiss. Bot., 64, 1. — Penfound W. T. (1931). Plant anatomy as conditioned to light intensity and soil moisture. Amer. J. Bot., 18, 7. — Rübel E. (1920). Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* L. Beih. Bot. Centralb., Abt., I, 37. — Salisbury E. J. (1913). The determinig factors in petiolar structure. New Phytologist, 13. — Shields L. M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rev., 16, 8.

Северо-Кавказский
научно-исследовательский институт
горного и предгорного сельского
хозяйства,
г. Орджоникидзе.

Получено 30 XII 1974.

УДК 581.3 : 582.232 : 581.526.426 (573.3)

Г. И. Маркова

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СИНЕЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *MICROCOLEUS VAGINATUS* (VAUCH.) GOM. В ГРУППИРОВКЕ ШИБЛЯКА (МИНДАЛЬНИКА ЭФЕМЕРОВО-ЯЧМЕННОГО)

G. I. MARKOVA. DYNAMICS OF DEVELOPMENT OF THE BLUE-GREEN ALGAE *MICROCOLEUS VAGINATUS* (VAUCH.) GOM. IN COMMUNITY OF SHIBLJK

Рассматривается сезонная, ежесуточная и почасовая динамика биомассы синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. в ксерофильном редколесье (на примере миндальника эфемерово-ячменного). *M. vaginatus* развивается в течение всего года в группировке шибляка на голых участках горной коричневой почвы с хорошо выраженным нанорельефом; максимум биомассы — до 45 мг/г абс. сухой почвы — образует во влажный теплый период. Ежесуточные учеты биомассы *M. vaginatus* показали высокую динамичность развития этой водоросли, положительно коррелирующую с влажностью. Установлены эдификаторная роль этой водоросли в данном сообществе и ее значение как противоэрозионного фактора на склонах, занятых шибляком.

Комплексные ботанические исследования, в Таджикистане, проводимые Институтом ботаники Академии наук Таджикской ССР, показали необходимость расширить изучение почвенных водорослей. В работах В. В. Мельниковой (1961, 1962) был выявлен флористический состав альгосинузий для многих растительных сообществ Западного Памиро-Алая и показано их зонально-поясное распределение. Нами продолжены эти исследования в новом направлении — изучение биологической продуктивности водорослей в связи с характеристикой растительности.

Стационарные исследования почвенных водорослей показали неравномерность их распространения и разную роль одних и тех же видов в различных сообществах. По своей роли в сложении альгосинузий наше внимание привлекла синезеленая водоросль *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. Согласно литературным данным, эта водоросль широко распространена — от Арктики (о. Визе), где ее наличие установлено Е. К. Косинской (см.: Еленкин, 1949), до Антарктиды (Cameron, 1972), включая тропические страны. Анализ материалов по флоре почвенных водорослей СССР показывает, что в северных почвах отмечается присутствие *M. vaginatus* в относительно небольших количествах среди других водорослей. Начиная с темнокаштановых и каштановых почв, роль этой водоросли в сложении альгосинузий усиливается. Максимального развития *M. vaginatus* достигает на солонцах (см., например: Келлер, 1926) и такырах, где она участвует в их образовании (Базилевич и др., 1953; Голлербах и др., 1956). Имеется много данных о нахождении этой водоросли в крайних и особых условиях, например под обломками кварца и кальцита, на кусках гипса (Durell, Shields, 1961; Schwabe, 1963), в Антарктиде (Cameron, 1972).

Проведенный нами учет биомассы почвенных водорослей в различных типах и сообществах горной растительности — в полусаванне, шибляке, широколиственных лесах (чернолесье), арчовнике, на высокогорных (3340 м над ур. м.) лугах и степях — показал, что *M. vaginatus* довольно обилен на освещенных открытых участках почвы в ксерофильных разреженных миндалевых формациях.

Методика исследований

Исследования проводились в одной из характерных формаций пояса шибляка, какой является миндальник (из *Amygdalus bucharica*). Опытный участок расположен на южном склоне ущелья р. Кондара (южный склон Гиссарского хребта) на высоте 1100 м над ур. м., крутизна склона 30°.

Растительность разрежена (сомкнутость крон 0.1—0.3), в травяном покрове господствует луковичный ячмень *Hordeum bulbosum*. Почва коричневая карбонатная, pH=7.2. Средняя годовая сумма осадков 453 мм (Запрягаева, 1971).

M. vaginatus легко обнаруживается прямым микроскопированием свежевзятой почвы. Для выяснения роли этой водоросли в сложении альгосинузий шибляка нами были проведены сезонные наблюдения, а также несколько циклов ежесуточных и почасовых учетов, в процессе которых мы определяли длину нитей и биомассу.

Пробы для анализа брали буром с голых участков почвы, с глубины 0—1 см, в одно и то же время. Параллельно измеряли температуру и влажность поверхностного слоя почвы. Количество отдельных проб, необходимое для приготовления смешанного образца почвы, обеспечивающее статистически достоверные результаты, было определено опытным путем и оказалось равным 10. Количество водорослей учитывали методом прямого счета в люминесцентном микроскопе, позволяющем обнаруживать живые нити по естественной флюоресценции хлорофилла. Биомасса водорослей определялась счетно-объемным методом, путем вычисления объема нитей с множеством трихомов, без подсчета отдельных клеток. Нити микроколеуса принимались за цилиндры: у каждой обнаруженной в поле зрения нити измеряли длину и ширину в проходящем свете люминесцентного микроскопа и вычисляли объемы по формуле $V=\pi R^2 h$. Удельный вес водорослей принимали за единицу. При таком методе учета исключительно важное значение имеет подготовка образцов: тщательное растирание порции почвы, перемешивание в воде и минимальная продолжительность осаждения после встряхивания — в пределах 2—10 сек.

Интересным показателем распределения нитчатых водорослей в поверхностном слое почвы является длина нитей, выраженная в метрах на 1 г почвы. Такой учет предложен Э. А. Штиной (Гаель, Штина, 1974) и состоит в суммировании длин отдельных нитей.

Выводы сделаны на основании анализа 920 почвенных образцов. Проведена статистическая обработка данных.

Результаты исследований

Наибольшего развития водоросли достигают в ксерофильных формациях. В полусаванне в течение короткого влажного периода весной наблюдались макроскопические разрастания *Nostoc commune*, биомасса которой колебалась от 15 до 240 г на 1 м^2, и наряду с ней микроскопические скопления водорослей, рассеянных в толще почвы с массой до 9.2 мг в 1 г абсолютно сухой почвы. В ассоциации миндальника эфемерово-ячменного, более ксерофильной и разреженной, развитие водорослей наблюдается в течение всего года. Во влажные периоды года, кроме *M. vaginatus*, развиваются *M. paludosus*, *M. chthonoplastes*, *Nostoc commune*, *N. punctiforme*, множество видов *Phormidium*, а также диатомовые, составляющие до 5% от общей массы водорослей (*Hantzschia amphioxys*, *Navicula mutica*, *Stauroneis anceps* и др.). В засушливый период, с июня по октябрь, самым распространенным видом является *M. vaginatus*.

Биомасса *M. vaginatus* подвержена колебаниям по сезонам (рис. 1). Удалось отметить также колебания ее по суткам (рис. 2) и даже изменения в течение суток (рис. 3). Правда, при почасовых наблюдениях через каждые 2 часа в течение суток только в одном случае из четырех (в июне, когда еще можно было зафиксировать колебания влажности почвы) получены достоверные прибавки биомассы при 10-кратной повторности счета. В трех остальных случаях достоверные различия не установлены, не удалось также обнаружить влагу в почве обычным способом. Во всех случаях, где можно было доказать изменения влажности почвы, очевидна положительная корреляция между изменениями биомассы и влажности. Так, при ежесуточных наблюдениях в мае 1973 г. (рис. 2) увеличение влажности от 8.2 до 23.5% сопровождалось увеличением биомассы с 0.94

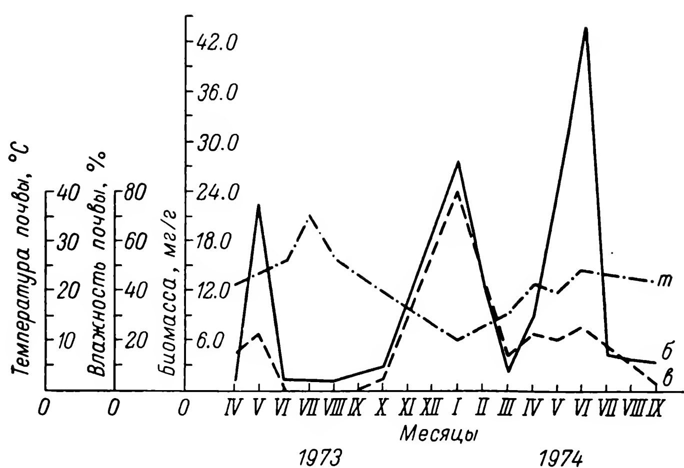


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы *Microcoleus vaginatus* в миндальнике эфемерово-ячменном.

т — температура почвы, *в* — влажность почвы, *б* — биомасса.

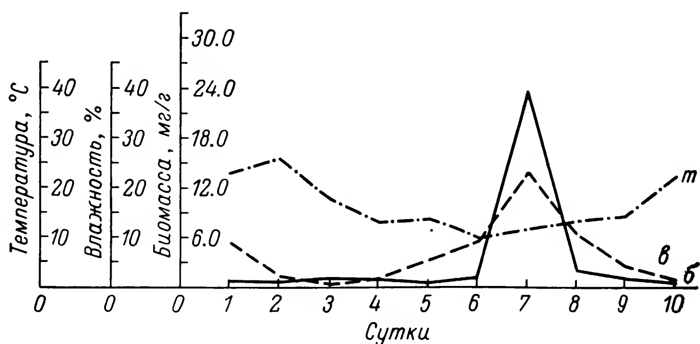


Рис. 2. Динамика биомассы *Microcoleus vaginatus* на протяжении 10 суток (май 1973).

т — температура почвы, *в* — влажность почвы, *б* — биомасса.

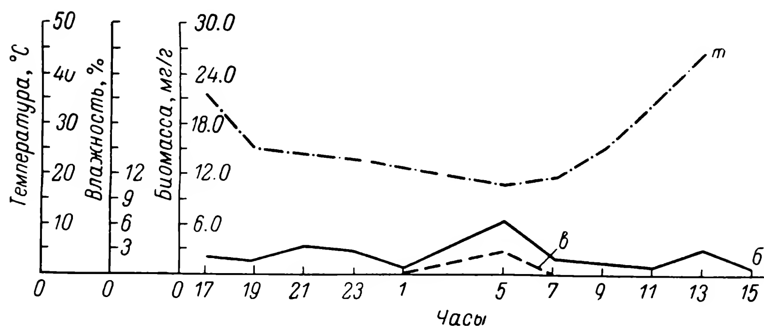


Рис. 3. Изменения биомассы *Microcoleus vaginatus* в разные часы суток (1973).

т — температура почвы, *в* — влажность почвы, *б* — биомасса.

до 23.4 мг/г, т. е. в 23 раза ($r=+0.90$). Почасовые изменения биомассы *M. vaginatus* показали их достоверное ($t_{факт}=2.7 > t_{табл}=2.2$) увеличение в утренние часы (рис. 3) при положительном коэффициенте корреляции с влажностью ($r=+0.71$). Как известно, круглосуточные определения влажности, проведенные в почвах пустынной и степной зон Таджикистана, показали, кроме годовой динамики, и ее суточные изменения. Колебания влажности в течение суток хотя и невелики (они измеряются десятыми долями процента), но охватывают слой почвы значительной мощности (Благовещенский, 1958). Очевидно, что *M. vaginatus* способна улавливать влагу из приземного слоя воздуха в ночные часы благодаря своим морфологическим и физиологическим особенностям, что обеспечивает необычайную жизнестойкость этой водоросли при недостатке воды.

Влияние влажности почвы на ширину нити *Microcoleus vaginatus* (число нитей определенной ширины в процентах)

Ширина нитей, мкм	Почва	
	воздушно-сухая	влажность 10%
10—20	48	16
20—30	19	17
30—40	29	26
40—50	4	10
50—60	0	8
60—80	0	13
80—200	0	10
Итого	100	100

Следует отметить также, что *M. vaginatus* лучше всего развивается на почве с хорошо выраженным нанорельефом. В сухое время года она образует на поверхности почвы порошковидный налет серого цвета. При микроскопировании такого порошка просматривается водоросль с непрозрачным влагалищем бурого цвета, с неровными краями, облепленная массой бактерий, находящих здесь наиболее благоприятные условия жизни. Помещая нити водоросли, находившиеся в сухой почве, во влажную среду, можно наблюдать как быстро, в первые же секунды, влагалища, насыщаясь влагой, разбухают, утолщаются в 2—3 раза и становятся прозрачными. Трихомы, количество которых может колебаться от 1 до 50, как правило, перекручены: во влажных условиях через 10—15 мин. они веером выходят из влагалища и приобретают способность к передвижению. При длительном развитии *M. vaginatus* во влажных условиях влагалище может отсутствовать, тогда трихомы располагаются свободно, на периферии они отделяются и могут удаляться от нити.

Для выявления зависимости размеров влагалищ от увлажнения проведено 200 измерений (см. таблицу), показавших значительные колебания их ширины. При достаточном количестве влаги почти 70% нитей имеют ширину от 30 до 200 мкм, между тем как в сухой почве 65% нитей имеют ширину от 10 до 30 мкм. Длина нитей *M. vaginatus* в расчете на 1 г почвы колебалась от 5 до 47 м в разные периоды года. Так, при температуре почвы 35° и практическом отсутствии влаги в поверхностном слое почвы в июле 1973 г. общая длина жгутов составила 23 м, в июне же 1974 г. при температуре 24° и влажности 23.5% она достигала 40.4 м, а вместе с нитями *Phormidium* — 98.7 м в 1 г почвы.

Выводы

1. *Microcoleus vaginatus* развивается в течение всего года в группировке шибляка (ксерофильное редколесье) на голых участках горной коричневой карбонатной почвы с хорошо выраженным нанорельефом.

2. Этот вид является эдификатором альгосинузий шибляка, образуя биомассу до 45 мг/г абс. сухой почвы во влажный период и в среднем 2.50 мг/г абс. сухой почвы — в сухой.

3. Ежесуточные учеты биомассы *M. vaginatus* показали высокую динамичность развития этой водоросли, положительно коррелирующую с влажностью.

4. *M. vaginatus* — исключительно наземная водоросль. Вместе с нитями других нитчатых синезеленых водорослей, в частности *Phormidium*, она повышает устойчивость почвы к эрозии, закрепляя несыпучие склоны.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И., М. М. Голлербах, М. А. Литвинов, Л. Е. Родин, Д. М. Штейнберг. (1953). О роли биологических факторов в образовании такыров на трассе Главного Туркменского канала. Бот. ж., 38, 1. — Благовещенский Э. Н. (1958). Водный режим почвогрунтов в пустынях Средней Азии. — Гаель А. Г., Э. А. Штина. (1974). Водоросли на песках аридных областей и их роль в формировании почв. Почвоведение, 6. — Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова, Н. В. Сдобникова. (1956). Водоросли такыров. В кн.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. — Еленкин А. А. (1949). Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, 2. — Запрягаева В. И. (1971). Ксерофильное редколесье (шибляк) и особенности их сезонного развития. В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. — Келлер Б. А. (1926). Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. В кн.: Очерки экологические и фитосоциологические. 2. Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах в полупустыне. — Мельникова В. В. (1961). Почвенная альгофлора высотнозамещающих типов растительности юга Средней Азии. Тез. докл. 3-го Душанб. совещ. по проблеме биокомплексов аридной зоны СССР, 2. — Мельникова В. В. (1962). Водоросли пояса сероземных почв Таджикистана. Тр. Бот. инст. АН Тадж. ССР. — Cameron R. E. (1962). Soil algae of southern Arizona. Amer. J. Bot., 49, 6(2). — Cameron R. E. (1972). A comparison of soil microbial ecosystems in hot, cold and polar desert regions. Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Intern. sympos. USSR, 1972. — Durell L. W., L. M. Shields. (1961). Characteristics of soil algae relating to crust formation. Trans. Amer Microscop. Soc., 80, 1. — Schwabe G. H. (1963). Blaualgen den phototrophen Grenzschicht. Pedobiologia, 2, 2.

Институт ботаники
АН Таджикской ССР,
г. Душанбе.

Получено 14 III 1975.

УДК 528.932 : 631.4 : 582.26 (470.)57

Р. Р. Кабиров, Р. Г. Минибаев

О ВЛИЯНИИ НАНОРЕЛЬЕФА НА ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

R. R. KABIROV, R. J. MINIBAIEV. ON THE INFLUENCE OF NANORELIEF ON THE SPECIFICITIES OF TOPOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF SOIL ALGAE

Изучалась особенность распределения водорослей на выровненных участках поверхности почвы и почвенных комках. Отмечено различие как в численности, так и в видовом составе почвенных водорослей данных элементов нанорельефа. Показано влияние экспозиции на формирование водорослевых группировок на поверхности почвенных комков.

Почвенные водоросли способны развиваться в самых разнообразных экологических условиях, в местообитаниях с различной степенью увлажненности, освещения и температуры (Голлербах, Штина, 1969). В поверхностных слоях почвы они распределены неравномерно, покрывают склоны гребней и борозд, поверхности почвенных комков и стенки трещин (Штина, 1972). Особенно заметна неравномерность распределения при макроскопических разрастаниях водорослей на поверхности почвы, обычно представленных в виде отдельных пятен «цветения» (Куликова, 1965).

При изучении сезонной ритмики развития почвенных водорослей в течение весенне-летнего периода 1974 г. нами было замечено с середины июля постоянное обильное «цветение» почвенных комков, в то время как на ровной поверхности почвы макроскопические разрастания не наблюдались. Для выявления особенностей пространственного распределения почвенных водорослей пробы брались с учетом двух элементов нанорелье-

ТАБЛИЦА 1

Влияние нанорельефа на распределение почвенных водорослей

Виды	Выровненный участок поверхности почвы	Почвенный комок
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	—P	—P
Chlorococcum dissectum Korsch.	PP	PP
Chlamydomonas gloeogama Korsch.	PP	PP
Chlorella terricola Hollerb.	PP	PP
Chlorococcum humicola (Näg.) Rabenh.	PP	PP
Hormidium nitens Menegh. em. Klebs	PP	PP
Stichococcus bacillaris Näg.	—E	E—
Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom.	CC	EE
Nostoc sp.	CP	EE
Cylindrospermum sp.	PP	EE
Phormidium foveolarum (Mont.) Gom.	CP	PE
Ph. fragile (Menegh.) Gom.	CP	PP
Chlorella vulgaris Beyer.	MM	PP
Ulothrix variabilis Kütz.	PE	— —
Chlorella pyrenoidosa Chick.	CC	EE
Chlamydomonas elliptica Korsch.	EP	— —
Bumilleriopsis terricola Matv.	PP	EE
Heterothrix bristoliana Pasch.	CP	PE
Pleurochloris commutatà Pasch.	PP	— —
P. magna Boye-Pet.	EP	— —
Heterothrix exilis (Klebs) Pasch.	CP	EP
Achnantes sp.	EE	— —
Stauroneis anceps Ehr.	EE	— —
Navicula pelliculosa (Bréb.) Hilse	EP	— —
N. mutica var. *ventricosa* (Kütz.) Cl.	PE	— —
Chlorococcales gen. sp.	EE	MM
Chlamydomonas snowiae Printz	— —	EE
Chloroplana terricola Hollerb.	— —	EC
Dictyococcus irregularis Boye-Pet.	— —	EE
Pinnularia borealis Ehr.	— —	EE

Примечание. М (массово) особи встречаются в каждом поле зрения; С (средне) — по нескольку особей, но не во всех полях зрения; Р (редко) — единичные особи в нескольких полях зрения; Е (единично) — 1—5 особей во всем препарате.

фа: 1) почвенные комки (объем 1500—2000 см^3, высота до 15 см); 2) выровненные участки поверхности почвы, расположенные в непосредственной близости от почвенных комков.

Исследования проводились в Иглинском районе Башкирской АССР на участках, занятых яровой пшеницей. Почва серая лесная, тяжелосуглинистая. Пробы отбирались почвенным буром с глубины 0—5 см (на комках — с вершины) в 10-кратной повторности. Одновременно в каждой точке измерялась температура (на глубине 3 см), влажность и pH солевой вытяжки. Количественный учет почвенных водорослей проводился методом люминесцентной микроскопии (Помелова, 1969). Полученные данные обрабатывались статистически на электронно-вычислительной машине Наири-К. Всего было обработано 210 проб. Видовой состав определялся с помощью чашечных культур со стеклами обрастания. Для исследования использовались усредненные пробы, составленные из 10 исходных.

В нашу задачу не входило выявление полного видового состава альгофлоры. Мы учитывали лишь доминанты и специфические виды или группы видов, так как эти признаки являются основными показателями экологических особенностей местообитания (Штина, 1959б).

Водорослевые группировки выровненных участков и почвенных комков различались составом и количеством доминантных видов. Из 30 выявленных видов 7 являлись сквозными доминантами, 18 показывали

определенную приуроченность к выровненным участкам и только 5 — к почвенным комкам (табл. 1). Оценка обилия отдельных видов проводилась по четырехбалльной шкале обилия (табл. 1 и 3).

В табл. 1 и 3 представлены результаты просмотра двух стекол обрастания. Отсутствие вида на стекле обозначалось знаком минус. В рамку выделены показатели обилия, соответствующие видам, проявляющим приуроченность к определенному местообитанию.

Численность почвенных водорослей зависит от гидротермического режима среды обитания, где влажность играет определяющую роль и при дефиците влаги становится ведущим фактором, лимитирующим обилие водорослей (Штина, 1959а; Голлербах, Штина, 1969, и др.). Полевая влажность участка за исследуемый период не превышала 24.2%. В условиях недостатка влаги даже незначительное повышение влажности приводило к увеличению численности водорослей, и наоборот, уменьшение влажности — к ее падению.

Сельскохозяйственная культура сглаживает влияние нанорельефа на температуру и влажность, затеняя поверхность почвы. Этим можно объяснить отсутствие резкого различия в гидротермических показателях изучаемых элементов нанорельефа, хотя в целом влажность почвенных комков была несколько ниже влажности выровненных участков (табл. 2). Специфические особенности температурных и водных условий каждого из рассматриваемых элементов нанорельефа резко обозначились после уборки урожая, когда исчезло затенение (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Численность почвенных водорослей на различных элементах нанорельефа
(в тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы)

Фазы развития яровой пшеницы	Сроки учета	Почвенные комки			Выровненные участки поверхности почвы		
		показатели гидротермических условий		число клеток	показатели гидротермических условий		число клеток
		температура, °C	полевая влажность, %		температура, °C	полевая влажность, %	
Восковая спелость	8 VIII	—	20.8	240	23.5	24.2	49
	11 VIII	—	13.3	114	19.1	19.1	7
Полная спелость	23 VIII	14.0	4.0	78	14.1	9.7	0.6
	26 VIII	18.0	19.0	120	18.8	21.6	11
	29 VIII	15.0	23.0	114	13.8	23.9	8
	11 IX	—	10.5	72	—	16.6	7
Стерня	21 IX	25.0	2.2	180	20.0	11.3	2

Учет численности водорослей почвенных комков и выровненных участков показал, что в первом случае она в среднем на целый порядок выше. Данное явление, вероятно, объясняется различием экологической емкости указанных элементов нанорельефа. На почвенных комках, как правило, высшие растения — основные потребители минеральных солей — отсутствуют. Результаты проведенного нами агрохимического анализа показали, что концентрация некоторых солей в почве комков была выше, чем на выровненных участках. Так, например, почвенные комки содержали в 1.5 раза больше аммиачного и в 10 раз — нитратного азота, что создавало лучший пищевой режим для водорослей.

Другой особенностью почвенных комков является их относительно высокая плотность, которая в сочетании с низкой влажностью делает их менее благоприятным местом обитания по сравнению с выровненными участками для некоторых альгофагов и водорослевых антагонистов. Возможно, этим и объясняются результаты учета 21 IX (табл. 2), когда

высокая численность почвенных водорослей на комках наблюдалась при сравнительно низкой влажности и высокой температуре.

При визуальном наблюдении за «цветением» почвенных комков нами была замечена неравномерность в распределении водорослевой пленки по их поверхности. Зеленый водорослево-моховой налет различной интенсивности отмечался на северной, восточной, западной сторонах и вершине комка и, как правило, полностью отсутствовал на южной.

Для изучения особенностей пространственного и количественного распределения водорослей на почвенных комках на участке площадью 1 га было выбрано 10 приблизительно равных по объему (1500—2000 см^3) комков. С учетом экспозиции (по компасу) без нарушения естественного положения комков на поле были сделаны срезы толщиной 0—5 см отдельно с вершины и каждой стороны. Взятие образцов проводилось однократно 2 X 1974 с соблюдением всех требований микробиологической техники. Данные по учету численности были обработаны на ЭВМ по алгоритмам Н. А. Плохинского (1960). Вычислялись частные средние и достоверности частных средних.

Полученные результаты показывают, что водорослевые группировки сторон комка в зависимости от экспозиции имеют некоторые особенности. Формирование специфического водорослевого сообщества на комках к моменту взятия проб, возможно, было вызвано продолжительным от-

ТАБЛИЦА 3

Влияние экспозиции на распределение почвенных водорослей

Виды	Встречаемость по сторонам почвенного комка				
	северная	восточная	западная	южная	вершина комка
Cylindrospermum sp.	EE	EE	EE	EE	EP
Nostoc punctiforme (Kütz.) Elenk.	EE	EE	EP	EE	PE
Chlorococcum humicola (Näg.) Rabenh.	PP	PE	PP	EP	PP
Chlorococcum dissectum Korsch.	EE	PP	EE	PP	EP
Chlorococcales gen. sp.	PP	EE	PE	EP	EP
Hormidium nitens Menegh. em. Klebs	EE	EE	EP	EE	PE
Stichococcus bacillaris Näg.	EE	EE	— —	PE	— —
Borodinella polytetras Mill.	— —	EE	— —	— —	EE
Chlamydomonas gloeogama Korsch.	EE	EE	EE	PE	EE
Bumilleriopsis terricola Matv.	EE	PE	EE	PP	PE
Botrydiopsis eriensis Snow	EP	PE	PP	PE	EP
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	CM	MM	CM	MM	MM
Navicula mutica Kütz.	PP	PP	PP	EP	PP
Navicula mutica var. *cohnii* (Hilse) Grun.	PP	PP	PP	PP	PP
N. mutica var. *ventricosa* (Kütz.) Cl.	EE	— —	EE	— —	EE
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	EE	PE	— —	— —	PE
Pinnularia borealis Ehr.	— —	PE	PE	EE	EP
Achnantes sp.	— —	EE	EE	— —	PE
Phormidium foveolarum (Mont.) Gom.	MC	PP	CP	PP	PP
Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom.	CP	— —	EE	PE	EE
Pleurochloris magna Boye-Pet.	EE	— —	— —	— —	— —
Heterothrix bristoliana Pasch.	EE	PP	EE	EE	EE
Chlorella pyrenoidosa Chick.	— —	EE	PE	— —	— —
Ch. terricola Hollerb.	PP	PP	MC	CP	EP
Dictyococcus irregularis Boye-Pet.	PE	PP	PC	PP	PE
Stichococcus variabilis W. et G. S. West	EE	— —	EP	— —	— —
Heterococcus chodatii Visch.	— —	— —	EE	— —	— —
Heterothrix exilis (Klebs) Pasch.	PP	PP	EC	EP	EE
Pleurochloris commutata Pasch.	PP	EP	CM	PP	PP
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	PE	EE	PE	PP	PC
Chlorella vulgaris Beiyer.	PP	PE	PP	EP	PC

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 1.

сутствием дождей в сентябре, что способствовало возникновению неравнозначности микроклиматических условий сторон почвенного комка. Из 31 выявленного вида 18 являются сквозными доминантами. Кроме того, выделены виды, приуроченные к определенной экспозиции (табл. 3). Синезеленые водоросли интенсивнее развивались на северной стороне, зеленые и желтозеленые — на западной и восточной. Для южной стороны характерны относительно небольшое видовое разнообразие и низкая численность водорослей.

После статистической обработки выяснилось наличие достоверной разницы между количеством клеток зеленых и желтозеленых водорослей на южной стороне и любой из других сторон и вершине почвенного комка (табл. 4). Для диатомовых максимальная численность отмечена на восточной стороне, а минимальная — на вершине комка.

ТАБЛИЦА 4

Влияние экспозиции на численность водорослей почвенного комка (в тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы)

Сторона комка	Частные средние числа клеток		Достоверность разницы между экспозициями по числу клеток (по Фишеру)		
	зеленые и желтозеленые	диатомовые	экспозиция	зеленые и желтозеленые	диатомовые
Северная (1)	97.6	4.7	1—2	—	—
			1—3	—	—
Восточная (2)	74.1	8.3	1—4	+	—
			1—5	—	—
Западная (3)	70.7	4.1	2—3	—	—
			2—4	+	+
Южная (4)	22.4	3.0	2—5	—	+
			3—4	+	—
Вершина почвенного комка (5)	90.8	1.2	3—5	—	—
			4—5	+	—

Примечание. + — разница достоверна, — — разница недостоверна.

Таким образом, нанорельеф местности оказывает существенное влияние на характер видового и количественного распределения почвенных водорослей. Численность и состав доминантов водорослей на поверхности почвенных комков различны в зависимости от экспозиции.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Куликова Р. М. (1965). «Цветение» торфяно-болотных почв. Почвоведение, 2. — Плохинский Н. А. (1960). Дисперсионный анализ. — Помелова Г. И. (1969). Применение люминесцентной микроскопии для исследования почвенных водорослей. Бот. ж., 54, 11. — Штина Э. А. (1959а). Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споровые растения, 12. — Штина Э. А. (1959б). Сообщества водорослей основных почв СССР и их диагностическое значение. Бот. ж., 44, 8. — Штина Э. А. (1972). Биомасса водорослей в почвах и методы ее определения. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 21 VII 1975.

УДК 576.744 : 576.16 : 632.51 : 631.526 (477.75)

Л. В. Махаева, С. К. Кожевникова

О МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ ОСНОВНЫХ СОРНЯКОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ГОРНОГО КРЫМА

L. V. MAKHAEVA, S. K. KOZHEVNIKOVA.
ON THE INTERSPECIFIC CORRELATION OF THE MAIN WEEDS OF AGRICULTURAL CROPS IN MOUNTAINOUS CRIMEA

Приводятся данные по общей сопряженности, вычисленной методом Коула, между 19 сорняками, наиболее распространенными в сельскохозяйственных культурах горного Крыма. Отмечается преобладание случаев независимого распределения, составляющих 52—79%. Установлено, что группы взаимосопряженных сорняков слабо очерчены и характеризуются низкими средними коэффициентами сопряженности.

Связи между видами, очевидно, обусловлены в основном экотопическими причинами.

Изучение сопряженности между видами — один из путей проникновения в закономерности сложения растительных сообществ. Агрофитоценозы в этом отношении представляют особый интерес, поскольку их можно рассматривать как экспериментальный материал. Межвидовая сопряженность (=ассоциированность), которая понимается как зависимость встречаемости или присутствия одного вида от встречаемости или присутствия другого (Василевич, 1969), является интегрированным результатом экотопической и фитоценотической дифференциации. Разделение этих двух факторов пока еще не осуществлено, но некоторые предпосылки к расшифровке причин ассоциирования имеются (Ханов, 1968; Уразметов, 1969; Миркин и др., 1970; Денисова и др., 1970, 1971). Накопление материала в этом направлении поможет разрешить ряд вопросов, касающихся структуры и классификации агрофитоценозов, а также биологии сорных видов.

Перспективность статистического подхода к изучению ассоциированности видов в сообществах обоснована в работах ряда авторов (Уранов, 1955; Василевич, 1961, 1963, 1969; Денисова и др., 1970).

При расчете сопряженности нами избран коэффициент Коула, чтобы обеспечить сравнимость полученных результатов с данными по другим районам. Исходный материал представляет выборку из 1228 площадок размером 2 м^2, полученных в результате объединения более мелких площадок (0.25 м^2) по восемь для устранения эффекта пространственного исключения (Грейг-Смит, 1967). Площадки распределяются следующим образом: в виноградниках — 540, в садах — 217, в посевах кукурузы — 69, в посевах подсолнечника — 33, в полях, занятых овощами, — 102, в посадках табака — 126, в полях зерновых культур — 75. В число исследованных видов вошли 19 наиболее распространенных сорняков, в том числе 12 малолетников, 6 многолетников — корнеотпрысковых и корневищных — и 1 стержнекорневой вид. Большинство видов — сегетальные сорняки с широкими ареалами; апофиты представлены двумя видами: пыреем ползучим и цикорием обыкновенным. Сбор полевого материала проводился в июне—июле, когда вся сорная флора района могла быть выявлена.

В табл. 1—3 представлены корреляционные матрицы сопряженностей, установленных по общей и двум частным выборкам (включены в основном коэффициенты не ниже 0.1 и превышающие свою ошибку не менее чем вдвое). Положительные связи составляют 29% в общей выборке и 16—17% в частных выборках; отрицательные соответственно — 19 и 5—6%. Обращает на себя внимание преобладание случаев отсутствия связи и недостоверных значений коэффициента — от 52 до 77—79%. В частных выборках число достоверных коэффициентов сопряженности уменьшается главным образом за счет отрицательных связей и в меньшей сте-

ТАБЛИЦА 1

Межвидовая сопряженность (по Коулу) основных сорняков горного Крыма (в правой половине матрицы приведены коэффициенты, в левой — их ошибки)

	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	*Convolvulus arvensis*	—	0.39	—0.27	0.36						0.45		0.59	—0.13					—0.13	
2	*Cirsium incanum*	0.07	—					0.15			0.28	0.13					0.18			0.27
3	*Chenopodium album*	0.11		—		0.53	0.18	0.18	0.11	0.32	—0.16	—0.09	—0.21	0.50	0.43	0.20	0.37		0.36	
4	*Cynodon dactylon*	0.12			—				—0.16	—0.14	0.12			—0.13	—0.36	—0.48		—0.16	—0.40	—0.24
5	*Amaranthus retroflexus*			0.04		—	0.12	0.09	—0.18	0.18	—0.16		—0.18	0.34			0.16			
6	*Setaria viridis*			0.05		0.03	—	0.15			—0.24	—0.26							0.18	
7	*Sonchus oleraceus*		0.06	0.05		0.03	0.03	—		0.10				0.10				0.10		
8	*Anagallis arvensis*			0.05	0.05	0.06			—		—0.17	—0.28			0.20	0.28		0.09	0.17	
9	*Mercurialis annua*			0.05	0.05	0.03		0.03		—	0.09				0.13	0.15			0.12	
10	*Elytrigia repens*	0.18	0.06	0.04	0.04	0.07	0.07		0.08	0.03	—		0.12	—0.19	—0.22	—0.35	—0.31			
11	*Lepidium draba*		0.06	0.04			0.08		0.09			—		—0.23	—0.31	—0.47			—0.31	
12	*Cichorium intybus*	0.13		0.05		0.07					0.03		—	—0.42			—0.19			
13	*Echinochloa crus-galli*	0.06		0.06	0.06	0.04		0.03			0.09	0.09	0.10	—		0.09	0.28		0.16	0.11
14	*Polygonum convolvulus*			0.06	0.06				0.03	0.03	0.09	0.10			—	0.37			—0.55	
15	*Stachys neglecta*			0.06	0.06				0.03	0.03	0.09	0.08		0.03	0.03	—	0.11		0.43	0.16
16	*Xanthium strumarium*		0.07	0.06		0.04					0.09		0.10	0.03		0.03	—		0.16	
17	*Rapistrum rugosum*				0.06			0.04	0.03									—		0.13
18	*Sinapis arvensis*	0.05		0.07	0.07		0.04		0.04	0.04		0.12		0.03	0.11	0.03	0.03		—	0.20
19	*Lathyrus tuberosus*		0.09		0.08									0.04		0.04		0.03	0.03	—

ТАБЛИЦА 2

Межвидовая сопряженность (по Коулу) основных сорняков в виноградниках горного Крыма (в правой половине матрицы приведены коэффициенты, в левой — их ошибки)

	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	*Convolvulus arvensis*	—																		
2	*Cirsium incanum*		—		0.15			—0.17	0.20						0.35					
3	*Cynodon dactylon*			—		—0.15						—0.25								0.82
4	*Chenopodium album*		0.07		—		0.40			0.20				0.18						
5	*Lepidium draba*			0.06		—							—0.24		—0.42					
6	*Amaranthus retroflexus*				0.05		—			0.17			—0.37	0.32				0.31	0.37	0.45
7	*Circhorium intybus*		0.05					—		0.14										
8	*Elytrigia repens*		0.09						—		—0.32	—0.24					0.16			
9	*Setaria viridis*				0.05		0.04	0.04		—			0.21	0.17				0.21	0.28	
10	*Sonchus oleraceus*								0.10		—	0.13	0.18							
11	*Rapistrum rugosum*			0.06					0.12		0.04	—								
12	*Anagallis arvensis*					0.12	0.12			0.05	0.05		—	0.12						
13	*Mercurialis annua*				0.08		0.07			0.06			0.06	—	0.20		—0.66		0.48	
14	*Polygonum convolvulus*		0.15			0.17								0.05	—				0.24	0.30
15	*Xanthium strumarium*													0.31		—		0.17		0.31
16	*Lathyrus tuberosus*								0.08					0.31			—			—
17	*Echinochloa crus-galli*						0.11			0.10						0.07		—		
18	*Stachys neglecta*						0.12			0.12				0.08	0.07				—	0.19
19	*Sinapis arvensis*			0.32			0.18								0.10	0.10			0.06	—

пени — за счет положительных. Средние значения положительного коэффициента составляют 0.25, 0.26 и 0.32; отрицательного — —0.25, —0.31 и —0.41 (табл. 1—3).

Рассматривая сопряженности сорняков в целом, нужно отметить, что независимое распределение в большей степени свойственно эвритопным видам с широким экологическим и географическим ареалами. В общей выборке наименьшее число сопряженностей имеют такие виды, как *Cirsium incanum*, *Setaria viridis*, *Rapistrum rugosum*, *Lathyrus tuberosus*, *Cichorium intybus*, *Convolvulus arvensis*, *Sonchus oleraceus*; в садах и виноградниках к ним присоединяются еще *Cynodon dactylon* и *Lepidium draba*.[1] Однако не все эвритопные виды отличаются слабой сопряженностью с другими сорняками. Например, *Chenopodium album* имеет наибольшее количество связей в общей выборке (табл. 1). Ряд многолетних сорняков, имеющих высокую конкурентоспособность, характеризуется преобладанием отрицательных сопряженностей среди значимых связей. Это *Cynodon dactylon*, *Elytrigia repens*, *Lepidium draba*, *Cichorium intybus*. Но в общем в связях между видами отрицательные сопряженности играют меньшую роль, чем положительные.

В интерпретации сопряженностей мы исходили из следующего соображения: если между видами имеются связи, обусловленные в значительной степени фитоценотическими факторами, то при совмещении их эколого-фитоценотических диапазонов в пределах рассматриваемой территории характер этой связи, т. е. знак коэффициента, не должен меняться в разных условиях произрастания. А если имеет место обратное явление, то можно предположить преобладание экотопических причин сопряженности. Наиболее подходящим примером, иллюстрирующим сказанное, может служить сопряженность между *Lepidium draba* и *Polygonum convolvulus*. Оба сорняка широко распространены в Крыму и встречаются в самых разнообразных условиях. Значит, их эколого-фитоценотические диапазоны на данной территории совпадают. В общей выборке они сопряжены отрицательно, в выборке по виноградникам — тоже, а в садах их связь не установлена, возможно, по причине недостаточной репрезентативности выборки. *L. draba* не образует густой дерновины, препятствующей произрастанию других видов в непосредственной близости от него. Все это дает основание предполагать, что в данном случае имеется фитоценотическая причина отрицательной сопряженности. Однако, судя по данным табл. 1—3, такие случаи в связях между сорняками весьма редки, а в основном их сопряженности обусловлены экотопическими причинами.

Имея данные по ассоциированности сорняков, интересно выявить группы взаимосвязанных видов. Такие группы — корреляционные плеяды (Терентьев, 1959) — рекомендуется использовать для классификации агрофитоценозов (Миркин и др., 1968; Денисова, 1968). Группировка видов методом П. В. Терентьева (1959) показала, что все изученные виды в той или иной мере взаимосвязаны и разделить их на хорошо обособленные группы затруднительно. Дополнив результаты операции полевыми наблюдениями, все же можно выделить группы положительно сопряженных сорняков, однако ассоциированность в них слабо выражена.

Одна группа состоит из видов, чаще встречающихся в пропашных культурах: *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Setaria viridis*, *Echinochloa crus-galli*, *Xanthium strumarium*. Средний коэффициент сопряженности равен 0.20. В этой группе сорняки взаимосвязаны экотопически — сходной реакцией на агротехнику возделывания пропашных культур.

Вторая группа включает *Sinapis arvensis*, *Polygonum convolvulus*, *Rapistrum rugosum*, *Anagallis arvensis*. Эти сорняки объединены способностью выдерживать конкуренцию культурного доминанта в посевах

---

[1] Названия видов приведены по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

ТАБЛИЦА 3

Межвидовая сопряженность (по Коулу) основных сорняков в садах горного Крыма (в правой половине матрицы приведены коэффициенты, в левой — их ошибки)

	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	*Convolvulus arvensis*	—																		
2	*Cirsium incanum*		—								0.62									
3	*Chenopodium album*			—	0.27	—0.16		0.62	0.35	0.27	0.65	0.38			—0.36	0.73				
4	*Mercurialis annua*			0.09	—			0.24				0.25								
5	*Elytrigia repens*			0.08		—		—0.24			—0.28	—0.31			—0.43				—0.47	0.37
6	*Cynodon dactylon*						—													
7	*Amaranthus retroflexus*			0.11	0.08	0.09		—	0.21		0.32		—0.35		0.30					
8	*Sonchus oleraceus*			0.11				0.07	—		0.27				0.26		—0.55			
9	*Lepidium draba*			0.12						—										
10	*Echinochloa crus-galli*		0.18	0.13		0.10		0.08	0.08		—	0.30	—0.32			0.22	0.25			
11	*Xanthium strumarium*			0.14	0.10	0.11					0.07	—								
12	*Cichorium intybus*							0.14			0.16		—							
13	*Sinapis arvensis*													—	0.16			0.24	0.24	0.46
14	*Setaria viridis*			0.14		0.15		0.11	0.08					0.08	—	0.16		0.41	0.20	
15	*Polygonum convolvulus*			0.22							0.11				0.08	—	—1.00	0.18		
16	*Rapistrum rugosum*								0.21		0.07					0.42	—			0.23
17	*Stachys neglecta*													0.10	0.10	0.07		—	0.18	
18	*Anagallis arvensis*					0.19								0.10	0.09			0.07	—	
19	*Lathyrus tuberosus*					0.18								0.12			0.08			—

зерновых культур. Средний коэффициент сопряженности здесь тоже невысокий — 0.14.

Несколько видов связаны с обеими группами примерно в равной степени — это *Stachys neglecta*, *Mercurialis annua*, *Lepidium draba*, *Lathyrus tuberosus*, *Sonchus oleraceus*.

В виноградниках и садах выделяется группа многолетних сорняков, у которых отрицательных связей с другими видами больше, чем положительных. К ним относятся *Cynodon dactylon*, *Elytrigia repens*, *Cichorium intybus*. Но между собой они почти не связаны.

И, наконец, два вида — *Convolvulus arvensis* и *Cirsium incanum* — объединены по признаку эвритопности.

Все упомянутые группы являются плеядами, хотя они нечетко обособлены друг от друга и связи между видами внутри групп выражены слабо.

В частных выборках по виноградникам и садам связи между сорняками еще более уменьшаются в силу специфики экотопических условий. Состав сорняков здесь не зависит от смены культурного доминанта, как это происходит в агрофитоценозах однолетних культур. Влияние одного культурного компонента здесь является постоянным фактором. Для многолетних монокультур типа виноградников характерны два рода экотопов: междурядья, которые должны содержаться в условиях чистого пара, и приствольные участки в рядах винограда, не затрагиваемые при машинной обработке почвы. В распределении сорняков это обстоятельство играет немаловажную роль. В результате различий в агротехнике содержания междурядий и приствольных участков возникла экотопическая дифференцировка между группой видов, которые не выносят глубокой перепашки почвы (*Elytrigia repens*, *Cichorium intybus*, *Cynodon dactylon*), и рядом однолетних сорняков, способных развиваться в экотопах обоих типов. Этим обусловлены отрицательные сопряженности между ними. Большинство видов, в том числе упомянутые многолетние сорняки, сосредоточены в приствольных участках, где имеются условия для произрастания любых сорняков из рассматриваемого набора, а в междурядьях встречаются однолетние и эвритопные многолетние сорняки.

Таким образом, распределение сорняков в садах и виноградниках зависит не столько от взаимных отношений, сколько от создаваемых искусственно различных условий произрастания. Вследствие сокращения эколого-фитоценотического диапазона выборки число случаев независимого распределения сорняков возрастает до 69—75%. По этой же причине тенденции в группировке видов, выявленные в общей выборке, в частных выборках становятся менее ясными.

Сравнение сопряженностей сорных видов в разных областях показывает, что связи между сорняками весьма изменчивы. Лишь в некоторых случаях сохраняется сопряженность между одними и теми же парами видов на большой территории. Например, *Chenopodium album* и *Amaranthus retroflexus* имеют положительную сопряженность в Крыму и Башкирии (Денисова, 1968), а *Stachys neglecta* и *Chenopodium album* — в разных агроценозах Крыма и в посевах ячменя в Воронежской области (Александрова и др., 1971). А такой вид, как *Elytrigia repens*, ассоциируется с сорняками разнообразной экологии: в Башкирии — с мезофитами и гигрофитами (Денисова, 1968), а в Крыму — с видами более ксерофитной организации. Малое количество данных по сопряженности сорных видов в разных географических областях не позволяет сделать более детальных сравнений.

В итоге следует подчеркнуть, что в условиях культурфитоценозов горного Крыма наиболее распространенные сорные виды в 50—75% случаев распределяются независимо друг от друга и что группы взаимосопряженных сорняков не отличаются большой «крепостью» и постоянством состава. С наибольшей четкостью проявляется отрицательная сопряженность между некоторыми многолетними и однолетними сорняками, имеющая в основном экотопическое происхождение.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в а К. И., Г. И. Б а р а б а ш, Г. М. К а м а е в а. (1971). О сопряженности некоторых видов луговых и пашенных фитоценозов. В кн.: Количественные методы анализа растительности, II. — В а с и л е в и ч В. И. (1961). Сопряженность между видами и структура фитоценоза. ДАН СССР, 139, 4. — В а с и л е в и ч В. И. (1963). Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза. ДАН СССР, 148, 1. — В а с и л е в и ч В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Г р е й г - С м и т П. (1967). Количественная экология растений. — Д е н и с о в а А. В. (1968). Статистический анализ сорно-полевой растительности методом межвидовых сопряженностей по Коулу. В кн.: Растительность поїм Башкирии. Уч. зап. БГУ, 32, сер. биол. наук, 4. — Д е н и с о в а А. В., О. А. К и л ь д и б е к о в а, Р. Г. М и н и б а е в, Б. М. М и р к и н, Р. В. У р а з м е т о в, Ф. М. Х а н о в. (1971). О факторах, влияющих на межвидовую сопряженность в агроценозах сорных компонентов. В кн.: Количественные методы анализа растительности, II. — Д е н и с о в а А. В., Б. М. М и р к и н, Ф. М. Х а н о в. (1970). Статистический анализ причин ассоциирования сорных компонентов агрофитоценоза методом межвидовых сопряженностей. Бот. ж., 55, 8. — М и р к и н Б. М., А. В. Д е н и с о в а, В. В. Г а в р и л о в а. (1970). Возможности экологической, фитоценотической и биологической интерпретации межвидовых сопряженностей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — М и р к и н Б. М., Ф. М. Х а н о в, Д. Н. К а р п о в, А. В. Д е н и с о в а. (1968). Об особенностях классификации агроценозов. В кн.: Растительность поїм Башкирии. Уч. зап. БГУ, 32, сер. биол. наук, 4. — Т е р е н т ь е в П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — У р а з м е т о в Р. В. (1969). Опыт изучения межвидовых сопряженностей сорных растений юго-восточного Закамья Татарской АССР. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 7. — У р а н о в А. А. (1955). Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., LX, 3. — Х а н о в Ф. М. (1968). Опыт изучения биологических особенностей доминантов сорно-полевых ценозов методом межвидовых сопряженностей. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64.

Государственный Никитский ботанический сад, г. Ялта.

Получено 27 VI 1975.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.542 (571.642+571.645)

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ЗЛАКОВ САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF GRASSES OF SAKHALIN AND KURILE ISLANDS

Подводятся первые итоги исследования хромосомных чисел злаков Сахалина и Курильских островов. Авторами исследовано более половины видового состава злаков; часть из них в СССР встречается только в районе исследования. Сообщаются данные о числах хромосом 36 таксонов, 5 из них изучены впервые. Приведены некоторые материалы по систематике и распространению изученных таксонов.

Новейшие сведения о видовом составе и распространении злаков на Сахалине и Курильских островах изложены нами (Пробатова, 1974) в «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов». Наши данные о хромосомных числах злаков этих островов были опубликованы в ряде работ (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а, б, 1974а, б, 1975); они касаются родов *Poa* L., *Glyceria* R. Br., *Torreyochloa* Church, *Agrostis* L., *Alopecurus* L., *Trisetum* Pers., *Deschampsia* Beauv., *Vahlodea* Fries, *Lerchenfeldia* Schur и *Puccinellia* Parl. Нами получены дополнительные данные о хромосомных числах 36 таксонов (21 род) злаков, определенные на материале с Сахалина и Курильских островов, не вошедшие в упомянутые публикации. Впервые исследованы нами в кариологическом отношении *Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub, *Muhlenbergia curviaristata* (Ohwi) Ohwi, *Calamagrostis angustifolia* Kom. subsp. *angustifolia*, *C. pur-*

purea (Trin.) Trin. subsp. *barbata* (V. Vassil.) Tzvel., *Hierochloë glabra* Trin. subsp. *sachalinensis* (Printz.) Tzvel.

Материал собирался авторами во время экспедиций 1957, 1966, 1968, 1971—1973 гг. Кончики корешков фиксировались раствором Навашина. Постоянные препараты, окрашенные железным гематоксилином по Гейденгайну, хранятся на кафедре ботаники Ленинградского университета. Подсчет хромосомных чисел выполнен А. П. Соколовской. Цитируемые образцы растений хранятся в гербарии кафедры ботаники ЛГУ (сборы А. П. Соколовской) и в гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLAD) в г. Владивостоке (сборы Н. С. Пробатовой).

Ниже приводим полученные числа хромосом и основные сведения об исследовавшихся образцах злаков. Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» даны в сокращении: ХЧЦР, 1969.

Agrostis tenuis Sibth.

2n≈30—32, 35. Сахалин, 10 км к юго-вост. от г. Южно-Сахалинска, окр. пос. Хомутово, склон сопки, у тропы в поясе каменноберезняка с бамбуком курильским, 20 VIII 1973, № 3795, Н. Пробатова.

(2n=28, 31, 32, 33—35, 41 — ХЧЦР, 1969).

Anthoxanthum odoratum L.

subsp. *odoratum* (*A. nipponicum* auct. non Honda)

2n=20. Курильские о-ва, о. Парамушир, пос. Северо-Курильск, лужайки в долине речки, 18 VIII 1971, № 3348, Н. Пробатова.

(*A. odoratum*: 2n=10, 16, 20 — ХЧЦР, 1969).

Arctopoa eminens (C. Presl) Probat. 1974, Нов. сист. высш. раст. 11 : 50. (*Poa eminens* C. Presl, *P. kurilensis* Hack.)

2n=42. Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, на галечнике в устье р. Лазовой, 25 VIII 1972, № 3679, Н. Пробатова.

(2n=28, 42 — Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а; Hedberg, 1967).

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.

subsp. *syzigachne*

2n=14. Сахалин, Анивский р-н, берег р. Подгорной, в понижении, 6 VII 1957, № 233, А. Соколовская.

(*B. syzigachne*: 2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.

subsp. *sylvaticum* (*B. miserum* auct. non Koidz.)

2n=18. Курильские о-ва: 1) о. Итуруп, пос. Горячие Ключи, нарушенный луг близ дороги, 25 VIII 1968, № 1542, Н. Пробатова; 2) о. Итуруп, окр. пос. Курильска, луг на морской террасе, 3 IX 1968, № 1601, Н. Пробатова.

(*B. sylvaticum*: 2n=18 — ХЧЦР, 1969).

**Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub[1] (*Zerna canadensis* (Michx.) Tzvel., *Bromus yezoensis* Ohwi).

2n=14. Курильские о-ва: 1) о. Итуруп, 2 км к вост. от пос. Курильска, долина р. Курилки, опушка леса, 8 IX 1968, № 1669, Н. Пробатова; 2) о. Шикотан, окр. пос. Крабозаводска, долинный луг, 29 VIII 1968, № 1440, Н. Пробатова.

Bromopsis inermis (Leyss.) Holub (*Bromus inermis* Leyss.)

2n=56. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, на лугу близ ж.-д. насыпи, 19 VII 1968, № 1252, Н. Пробатова.

(2n=28, 42, 49, 54, 56, 58, 70 — ХЧЦР, 1969).

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub

subsp. *pumpelliana* (*Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel., *Bromus pumpellianus* Scribn., *B. sibiricus* Drob.)

2n=28. Сахалин: 1) Макаровский р-н, 2 км к сев. от пос. Заозерное, щебнистый склон, 21 VII 1968, № 1189, Н. Пробатова; 2) долина р. Лазовой в окр. пос. Заозерное, надпойменная терраса, слабо задернованный галечник, 26 VIII 1972, № 3677, Н. Пробатова.

---

[1] Звездочками отмечены таксоны, у которых впервые исследованы числа хромосом.

(2n=42, 56 — ХЧЦР, 1969; 2n=28, 56 — Жукова, 1967, 1969; Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, Петровский, 1972).

Brylkinia caudata (Thunb.) Fr. Schmidt (*B. schmidtii* Ohwi)

2n=40. Сахалин, Долинский р-н, 4 км от пос. Быков вверх по р. Найбути, склон сопки, березняк, 25 VII 1968, № 1300, Н. Пробатова.

(2n=40 — Tateoka, 1957).

Calamagrostis angustifolia Kom.

subsp. *angustifolia*

2 n=56. Сахалин, окр. г. Охи, на сухом торфяном болоте, 20 VII 1957, № 268, А. Соколовская.

(*C. angustifolia*: 2n=28 — Жукова, Петровский, 1975)

Calamagrostis deschampsioides Trin.

2n=28. Сахалин, окр. г. Охи, по берегу залива, 20 VII 1957, 292, А. Соколовская.

(2n=28 — Жукова, 1967).

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.

subsp. *inexpansa* (A. Gray) Tzvel. (*C. inexpansa* A. Gray, *C. aculeolata* (Hack.) Ohwi)

2n=70. Курильские о-ва, о. Парамушир, пос. Северо-Курильск, на склоне оврага, 17 VIII 1971, № 3335, Н. Пробатова.

(2n=28, 56, 58, 70, 84—105 — ХЧЦР, 1969).

Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.

*subsp. *barbata* (V. Vassil.) Tzvel.

2n=56. Сахалин, Анивский р-н, берег р. Подгорной, на склоне, 17 VII 1957, № 236, А. Соколовская.

Calamagrostis sesquiflora (Trin.) Tzvel. (*C. urelytra* Hack., *C. purpurascens* auct. non R. Br.)

2n=28. Курильские о-ва, о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, склон морской террасы, 20 VIII 1971, № 3350, Н. Пробатова.

(2n=28 — Tateoka, 1973a).

Dactylis glomerata L.

subsp. *glomerata*

2n=28. Сахалин, Анивский р-н, пос. Ново-Александровск, на пустыре, 5 VIII 1968, № 1306, Н. Пробатова; Курильские о-ва, о. Итуруп, окр. пос. Курильска, подножье склона морской террасы в бухте Курильской, 21 VIII 1968, № 1515, Н. Пробатова.

(2n=14, 27, 28, 31 — ХЧЦР, 1969).

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb.

subsp. *dahuricus*

2n=42. Сахалин: 1) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, склон морской террасы, 25 VIII 1972, № 3675, Н. Пробатова; 2) 48 км к зап. от г. Южно-Сахалинска близ ж.-д. станции Чистоводное, осыпи на склоне к р. Лютоге, 1 IX 1973, № 3811, Н. Пробатова.

(*E. dahuricus*: 2n=28, 42 — ХЧЦР, 1969).

Elymus sibiricus L.

2n=28. Сахалин: 1) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, подножье склона морской террасы, 25 VIII 1972, № 3676, Н. Пробатова; 2) 43 км к зап. от г. Южно-Сахалинска, окр. ж.-д. станции Ожидаево, склон к речке, 1 IX 1973, № 3843, Н. Пробатова.

(2n=28, 42 — ХЧЦР, 1969).

Festuca extremiorientalis Ohwi

2n=28. Курильские о-ва., о. Шикотан, окр. пос. Крабозаводска, кустарниковые заросли у лагуны, 29 VIII 1968, № 1442, Н. Пробатова.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Festuca ovina L.

subsp. *ovina*

2n=14. Сахалин: 1) Долинский р-н, окр. пос. Сокол, сухой склон сопки, 1 VII 1957, № 203, А. Соколовская; 2) Анивский р-н, окр. г. Анива, морская терраса, слабо задернованный песок, 12 IX 1968, № 1740, Н. Пробатова.

subsp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel.

2n=14. Курильские о-ва, о. Шикотан, окр. пос. Крабозаводска, скалистый склон морской террасы в бухте Крабовой, 29 VIII 1968, № 1589, Н. Пробатова.

(*F. ovina*: 2 n=14, 28, 35, 42, 49, 56, 70 — ХЧЦР, 1969).

Festuca pratensis Huds.

subsp. *pratensis*

2n=14. Сахалин: 1) Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, вторичный луг близ ж.-д. насыпи, 19 VII 1968, № 1251, Н. Пробатова; 2) окр. пос. Куликово, склон к р. Подгорной, нарушенный луг, 5 VII 1957, № 218, А. Соколовская; 3) Корсаковский р-н, окр. сел. Соловьевка, берег моря, 9 IX 1968, № 1712, Н. Пробатова; Курильские о-ва, о. Итуруп, окр. пос. Горячие Ключи, в долине ручья — притока р. Благодатной, 24 VIII 1968, № 1529, Н. Пробатова.

(2n=14, 42 — ХЧЦР, 1969).

Festuca rubra L.

subsp. *rubra*

2n=35. Сахалин, Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, травянистый склон, 29 VI 1957, № 153, А. Соколовская

2n=42. Курильские о-ва: 1) о. Итуруп, бухта Сентябрьская, склон морской террасы, 14 VIII 1968, № 1377, Н. Пробатова; 2) о. Итуруп, окр. пос. Буревестник, бухта Касатка, склон морской террасы, 27 VIII 1968, № 1436, Н. Пробатова; 3) о. Итуруп, окр. пос. Курильска, бухта Курильская, щебнистая осыпь на склоне морской террасы, 21 VIII 1968, № 1513, Н. Пробатова; 4) там же, каменистый склон морской террасы в бухте Курильской, 21 VIII 1968, № 1514, Н. Пробатова; 5) о. Парамушир, окр. пос. Северо-Курильска, склон морской террасы, 20 VIII 1971, № 3353, Н. Пробатова.

(*F. rubra*: 2n=14, 28, 42, 43, 46, 47, 53, 56, 64, 68, 70 — ХЧЦР, 1969).

Glyceria plicata (Fries) Fries

2n=40. Сахалин, 43 км к зап. от г. Южно-Сахалинска, сырой луг у ж.-д. станции Ожидаево, 1 IX 1973, № 3803, Н. Пробатова.

(2n=28, 40 — ХЧЦР, 1969).

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.

2n=56. Сахалин, окр. пос. Ново-Александровска, склон горы Чехова, выс. 900 м, 17 VI 1957, № 88, А. Соколовская.

(2n=56 — ХЧЦР, 1969).

Hierochloë glabra Trin.

*subsp. *sachalinensis* (Printz.) Tzvel.

2n=42. Сахалин: 1) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, склон отрога горы Островной, на старой гари, 24 VIII 1972, № 3674, Н. Пробатова; 2) Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, склон морской террасы, 30 VI 1957, № 168, А. Соколовская;[2] 3) 44 км к зап. от г. Южно-Сахалинска, близ ж.-д. станции Ожидаево, на насыпи, 1 IX 1973, № 3806, Н. Пробатова.

Leymus mollis (Trin.) Pilg. (*Elymus mollis* Trin.)

2n=28. Сахалин, Холмский р-н, окр. пос. Антоново, берег моря, 24 VI 1957, № 119, А. Соколовская.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Melica nutans L.

2n=18. Сахалин, 1) Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, в редколесье, 12 VI 1957, № 63, А. Соколовская; 2) окр. пос. Синегорска, лес на склоне оврага, 14 VII 1968, № 1241, Н. Пробатова.

(2n=18 — ХЧЦР, 1969).

**Muhlenbergia curviaristata* (Ohwi) Ohwi

2n=40. Курильские о-ва, о. Шикотан, окр. пос. Мало-Курильска, склон сопки 412, на лесной поляне, 30 VIII 1968, № 1551, Н. Пробатова.

---

[2] Этот образец в более ранней работе (Соколовская, 1960) был ошибочно определен как *Hierochloë odorata*.

Phalaroides arundinaceae (L.) Rausch. (*Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Phalaris arundinacea* L.)

subsp. *arundinacea*

2n=28. Сахалин: 1) Анивский р-н, окр. пос. Куликово, на песчаной отмели р. Подгорной, 5 VII 1957, № 253, А. Соколовская; 2) там же, 5 VII 1957, № 219, А. Соколовская; 3) там же, № 220, А. Соколовская.

(2n=14, 27, 28, 35, 42, 56 — ХЧЦР, 1969).

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.

subsp. *australis* (*Ph. communis* Trin.)

2n=48. Курильские о-ва, о. Итуруп, охотское побережье близ сел. Парусное, среди крупнотравья по ручью, 20 VIII 1968, № 1492, Н. Пробатова.

(2n=36, 44, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 84, 96 — ХЧЦР, 1969; Gorenflot и др., 1972).

Poa macrocalyx Trautv. et Mey. (*P. scabriflora* Hack.)

2n=42. Курильские о-ва: 1) о. Парамушир, бухта Утесная, скалистый склон к морю, 17 VIII 1971, № 3337, Н. Пробатова; 2) о. Парамушир, близ пос. Северо-Курильска, бухта Северо-Курильская, склон морской террасы, 20 VIII 1971, № 1—5, Н. Пробатова

2n=70. Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, склон морской террасы, щебнисто-глинистые осыпи, 25 VIII 1972, № 3678, Н. Пробатова; Курильские о-ва, о. Парамушир, морской галечник у пос. Северо-Курильска, 20 VIII 1971, № 3372. Н. Пробатова

(2n=42, 49, 56, 59, 63—64, 70, 84 — Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а; Tateoka, 1973б).

Poa palustris L.

2n=28. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Куликово, приток р. Подгорной, на песчаной отмели, 5 VII 1957, № 225, А. Соколовская.

(2n=28, 42 — ХЧЦР, 1969).

Poa pseudoattenuata Probat.

2n=42. Сахалин: 1) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, отроги горы Островной, осыпь в средней части склона, 24 VIII 1972, № 3683, Н. Пробатова; 2) там же, долина р. Лазовой, на скалах, 26 VIII 1972, № 3684, Н. Пробатова.

(2n=42, 56 — Соколовская, Пробатова, 1973а).

Poa sachalinensis (Koidz.) Honda

2n=56. Сахалин: 1) Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, отроги горы Островной, осыпи на склоне, 25 VIII 1972, № 3680, Н. Пробатова; 2) там же, надпойменная терраса р. Лазовой, слабо задернованные песчано-галечные участки, 26 VIII 1972, № 3682, Н. Пробатова; 3) Холмский р-н, окр. г. Холмска, щебнистый склон, 29 VIII 1972, № 3693, Н. Пробатова; 4) там же, склон оврага к ручью, 29 VIII 1972, № 3695, Н. Пробатова; 5) Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, склон морской террасы, 29 VI 1957, № 154, А. Соколовская [3]

2n=63—64. Сахалин, Долинский р-н, окр. пос. Быков, 3 км вверх по долине р. Найбути, щебнистый склон, 26 VIII 1972, № 3694, Н. Пробатова.

(2n=42, 56, 63—64 — Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а).

Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda

2n=42. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. сел. Соловьевка, песок морского берега, 9 IX 1968, № 1710, Н. Пробатова; Курильские о-ва: 1) о. Шикотан, окр. пос. Крабозаводска, сырой луг в устье р. Крабовой, 29 VIII 1968, № 1441, Н. Пробатова; 2) о. Парамушир, бухта Утесная, морские скалы, 17 VIII 1971, № 3339, Н. Пробатова.

(2n=42 — Tateoka, 1971).

Torreyochloa natans (Kom.) Church

---

[3] Этот образец в нашей более ранней работе ошибочно был отнесен к *Poa macrocalyx* (Соколовская, Пробатова, 1973а).

2n=14. Сахалин: 1) Анивский р-н, 5 км к вост. от пос. Ново-Александровска, зарастающий временный водоем, 21 VIII 1973, № 3793, Н. Пробатова; 2) Долинский р-н, окр. г. Долинска, в луже на территории загородного парка, 30 VIII 1973, № 3804, Н. Пробатова.

(2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1973б).

Часть исследованных нами злаков — редкие виды, которые встречаются в СССР лишь на Сахалине и Курильских о-вах. Так, *Muhlenbergia curviaristata* в СССР найдена только на о. Шикотане (южные Курильские о-ва). Два других вида р. *Muhlenbergia* — *M. japonica* Steud. и *M. hügelii* Trin., исследованные нами в южных районах материковой части Дальнего Востока, также показали хромосомное число 2n=40 при наиболее вероятном основном числе хромосом (x), равном 10. Эндемичный восточноазиатский злак *Brylkinia caudata* спорадично встречается в лесах южной части Сахалина и на южных Курильских о-вах. Наше исследование этого вида на Сахалине, откуда он был описан, подтвердило первое и единственное указание — 2n=40 у *B. caudata* из Японии (Tateoka, 1957). Хромосомы *Brylkinia* мелкие, что несвойственно фестукоидным злакам, однако анатомическое строение пластинки листа у *B. caudata* фестукоидное, что послужило причиной различных толкований вопроса о месте этого рода в системе злаков. *Poa sachalinensis* (Koidz.) Honda и *P. pseudoattenuata* также известны в СССР только на Сахалине, где эти виды, однако, являются довольно обычными растениями на большей части острова. *P. sachalinensis* — вид из секции *Poa*, обитающий на эродированных склонах и галечниках, встречается также на Японских островах (Хоккайдо, Хонсю); *P. pseudoattenuata* — растение каменистых местообитаний, является единственным в этом районе представителем ксерофилизованной группы видов из секции *Stenopoa* и считается условным эндемом Сахалина (Пробатова, 1971); не исключено, что этот вид также встречается на Японских островах. В пределах обоих видов нами отмечены различные хромосомные расы — с 2n=42, 56, около 63—64, в особенности у *P. sachalinensis*, как и у многих других представителей секции *Poa* на Дальнем Востоке (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а).

В результате анализа хромосомных чисел у 5 клонов одной популяции *Poa macrocalyx* в бухте Северо-Курильской (о. Парамушир), а также при изучении командорской популяции этого вида мы могли убедиться, что эти популяции были однородными по числу хромосом. В то же время на о-ве Парамушире встречаются растения *P. macrocalyx*, имеющие различные кариотипы. Между морфологическим обликом растений (в частности, размером его органов — цветковых чешуй, пыльников, язычка верхнего листа и т. д.) и хромосомными числами прямая связь не установлена. Однако 70-хромосомные растения с о. Парамушира (№ 3372) и Сахалина (№ 3678) имели веточки метелок, шероховатые от шипиков в верхней части, и в среднем более длинный язычок верхнего листа (3—4 мм дл.), а также более обильный пучочек волоконец на каллусе нижних цветковых чешуй, чем у 42-хромосомных растений, у которых веточки метелок совершенно гладкие. Габитуально 70-хромосомные северокурильские растения *P. macrocalyx* сходны с 70-хромосомными растениями этого вида, исследованными нами (Соколовская, Пробатова, 1973а) на беринговском побережье материка (залив Корфа).

Предпринятое нами кариологическое исследование *P. macrocalyx* в восточноазиатской части его ареала (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а, а также неопубликованные данные) показало разнообразие хромосомных рас в пределах этого вида. В то же время заслуживает внимания факт отсутствия наиболее низкоплоидной 42-хромосомной расы *P. macrocalyx* на Сахалине и в материковой части ареала; эта раса встречается, по нашим данным, лишь на Курильских и Командорских о-вах, а по данным Татеока (Tateoka, 1973б) — также на о. Хоккайдо в Японии. Как мы уже сообщали (Соколовская, Пробатова, 1973а), южнокурильские 42-хромосомные растения *P. macrocalyx* обнаруживают уклонения к южно-

курильско-северояпонскому виду *P. tatewakiana* Ohwi, для которого нами было установлено число хромосом 2n=42. Следует отметить, что некоторые клоны исследованной 42-хромосомной северокурильской популяции *P. macrocalyx* также напоминают *P. tatewakiana* по отдельным признакам (более густые метелки; относительно короткие колосковые чешуи, верхушки которых, как и верхушки цветковых чешуй, немного оттянутые и отогнутые в стороны; верхние цветковые чешуи слегка раздвоенные). В настоящее время *P. tatewakiana* на северных Курильских о-вах не встречается, доходя лишь до средних островов Курильской гряды, но не исключено, что это сходство свидетельствует о поглощении северокурильских популяций *P. tatewakiana* наступавшим с материковых побережий *P. macrocalyx*.

Растения 42-хромосомной популяции *P. macrocalyx* значительно варьируют по некоторым признакам, например по длине язычка верхнего листа генеративного побега (туповатый, 1.3—2.1 мм дл. или оттянутый, 2.5—3.6 мм дл.): наблюдается широкая индивидуальная изменчивость нижних цветковых чешуй (шероховатые или почти гладкие, голые или слабоволосистые в нижней части между жилками или вдоль промежуточных жилок). Большое морфологическое разнообразие в популяциях *P. macrocalyx* на о. Хоккайдо отмечалось также Татеока (Tateoka, 1973б). Ранее мы высказали предположение о существовании факультативно-апомиктического способа воспроизведения у *P. macrocalyx* (Пробатова, 1971). Это косвенно подтверждается постоянством хромосомных чисел внутри исследованной популяции при общем кариологическом полиморфизме, присущем *P. macrocalyx*.

Исследованный образец *Arctopoa eminens* (№ 3679) отличается очень крупными размерами, что вызвано обитанием на речных наносах: высота растений 95—115 см (метелки до 34 см дл.), пластинки листьев до 10 мм шир., у вегетативных побегов — до 85 см дл., стебли до 6 мм в диам., колоски 11 мм дл., веточки метелок по ребрам иногда слабошероховатые. Многочисленные новые данные по хромосомным числам *A. eminens*, полученные нами в последнее время в разных точках ареала этого вида, не подтверждают существования 28-хромосомной расы (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а).

В пределах преимущественно восточноазиатского вида *Calamagrostis angustifolia* нами обнаружены две хромосомные расы с 2n=28 и 56. Тетраплоидная раса у этого вида была найдена в верховьях р. Анадырь (Жукова, Петровский, 1975). Нами был исследован, кроме сахалинского образца № 268 с 2n=56, также образец из южной части Приморского края (о-в Рейнеке в заливе Петра Великого) с 2n=28. Обе хромосомные расы, выявленные нами, относятся к типовому подвиду subsp. *angustifolia*. *C. angustifolia* широко распространен, особенно в южных районах материковой части Дальнего Востока, где встречается на сырых и избыточно увлажненных местообитаниях. Высказывалось предположение (Löve A., D. Löve, 1965) о том, что *C. angustifolia* является тетраплоидом, однако, по нашим данным, этот вид скорее всего представляет собой такой же сложный апо-амфимиктический комплекс с многочисленными хромосомными расами, как и близкий вид *C. purpurea* s. l.

Хромосомное число 2n=42 у *Festuca rubra* subsp. *rubra* является, по нашим данным, наиболее обычным для этого подвида в разных районах Дальнего Востока. Особенно это относится к разновидности с коротковолосистыми колосками — var. *barbata* Hack. Из исследованных нами растений к этой разновидности относятся курильские образцы №№ 1513 и 3353. По-видимому, такие экземпляры и были описаны с о-ва Алаид (северные Курилы) как особый вид *F. eriantha* Honda ex Tatew., хотя при первоописании были указаны пыльники длиной всего 1 мм, что, возможно, не вполне соответствует действительности. На Курильских о-вах и на Камчатке растения *F. rubra* с волосистыми чешуями встречаются нередко.

Сахалино-курильские растения *Brachypodium sylvaticum* Thunb. нередко ошибочно относились к японскому виду *B. miserum* Koidz. с глад-

кой осью колосьев и гладкими ножками колосков. Следует отметить, что *B. sylvaticum* в нашем районе не является только лесным растением, а часто встречается и на лугах приморских террас; возможно, что он представлен здесь особым подвидом. В материковой части советского Дальнего Востока *B. sylvaticum* не встречается, доходя на востоке лишь до Прибайкалья.

Сахалинские и курильские растения *Hierochloë glabra*, ошибочно принимавшиеся за *H. odorata*, относятся к единственному на островах подвиду subsp. *sachalinensis* с густоволосистыми влагалищами и пластинками листьев и крупными колосками (4.5—7.5 мм дл.). На северных Курильских о-вах *H. glabra*, по-видимому, отсутствует, а в южной половине Камчатки распространен его также 42-хромосомный подвид subsp. *kamtschatica* Probat. с почти голыми влагалищами и более мелкими (до 5 мм дл.) колосками; он образовался, по всей вероятности, вследствие интрогрессивной гибридизации subsp. *sachalinensis* с более северным 56-хромосомным материковым подвидом subsp. *sibirica* (Tzvel.) Tzvel.

Исследованные сахалинские образцы *Bromopsis pumpelliana* subsp. *pumpelliana* относятся к двум разновидностям: № 1189 — var. *glabra* (Drob.) Tzvel., с голыми пластинками и влагалищами листьев и более сжатыми метелками, № 3677 — var. *flexuosa* (Drob.) Tzvel., которая отличается от var. *glabra* широко раскидистыми метелками с тонкими извилистыми веточками, листовые пластинки сверху рассеянно-волосистые. Заслуживает внимания относительно низкое хромосомное число 2n=28 у этого подвида на Сахалине. Исследованные нами образцы subsp. *pumpelliana* с Дальнего Востока и из других районов СССР показали главным образом октоплоидное число хромосом 2n=56. Типовой подвид subsp. *pumpelliana* характеризуется довольно значительным полиморфизмом; в пределах его выявлен целый ряд хромосомных чисел, но наиболее обычны хромосомные расы с 2n=28 и 56. Растения этого подвида с 2n=28 были обнаружены нами также в Якутии, в нижнем течении р. Лены, но они значительно отличались от 28-хромосомных сахалинских образцов и оказались более сходными с 56-хромосомными образцами этого подвида из северных районов Камчатской области. П. Г. Жукова (1967) также приводит для *B. pumpelliana* 2n=28 на Чукотке и 2n=56 на о-ве Врангеля и Анюйском нагорье, отмечая существенные различия популяций с одинаковым числом хромосом и большое сходство у растений с разными числами хромосом.

У исследовавшихся образцов *Bromopsis inermis*, который является на Сахалине заносным растением, стебли близ узлов не голые, а очень коротковолосистые, пластинки нижних листьев с обеих сторон покрыты рассеянными длинными волосками. Происхождение подобных морфологических отклонений для нас не вполне ясно; не может считаться полностью исключенной возможность гибридизации *B. inermis* с местным видом *B. pumpelliana*.

Dactylis glomerata subsp. *glomerata* — также заносное растение на Дальнем Востоке. Наш образец № 1515 относится к var. *glomerata* с волосистыми колосками и веточками метелок, у образца № 1306 частично представлены растения другой разновидности — var. *leiostachya* Domin — с голыми, но шероховатыми колосками и веточками метелок.

Anthoxanthum odoratum, по всей вероятности, также является заносным на Сахалине и Курильских о-вах, где нередко ошибочно принимался за корейско-японский вид *A. nipponicum* Honda. Изученные нами растения встречаются на более или менее нарушенных местообитаниях, в то время как *A. nipponicum*, по данным Татеока (Tateoka, 1966), обитает исключительно в альпийском поясе гор. *A. nipponicum* очень близок к *A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. M. G. и отличается от subsp. *odoratum* по числу хромосом, которое равно 10. Исследованные нами курильские растения показали 2n=20, как это свойственно subsp. *odoratum*.

Первый этап исследования хромосомных чисел злаков Сахалина и Курильских о-вов может считаться в основном завершенным. В карио-

логическом отношении изучено более половины видового состава злаков этих островов: из других видов 18 являются заносными, многие из них достаточно хорошо изучены в кариологическом отношении в других частях их ареалов. Из неисследованных таксонов представляют интерес в первую очередь те, у которых хромосомные числа еще неизвестны науке: *Calamagrostis monticola* Petrov ex Kom., *Poa sugawarae* Ohwi, *Festuca jacutica* subsp. *pobedimoviae* Tzvel. Заслуживают дальнейшего изучения на местном материале некоторые виды рода *Agrostis* (*A. flaccida* Hack., *A. trinii* Turcz., *A. kudoi* Honda, *A. anadyrensis* Socz.) и *Poa* (например, *P. ussuriensis* Roshev., *P. radula* Franch. et Savat.) для решения вопроса о филогенетических отношениях видов в секциях *Agraulus* (р. *Agrostis*) и *Homalopoa* (р. *Poa*). В связи с вопросами распространения внутривидовых хромосомных рас заслуживают дальнейшего исследования *Calamagrostis sachalinensis* Fr. Schmidt, *C. hakonensis* Hack., *C. purpurea* s. l., *C. angustifolia* s. l., *Poa macrocalyx*, *P. pseudoattenuata*. Исследованию хромосомных рас у некоторых из этих видов в Японии посвящены работы Татеока (1972, 1973а, б, 1974, и др.).

Некоторые довольно широко распространенные виды злаков представлены реликтовыми местонахождениями на Сахалине (*Poa sibirica* Roshev., *Glyceria spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev.) и на Курилах (*Poa shumushuensis* Ohwi, *P. ussuriensis*). Кариологическое исследование этих видов в таких местонахождениях представляет особый интерес. Заслуживают дальнейшего изучения *Poa macrocalyx* и *Arctopoa eminens* у южной границы своих ареалов. Не исключено, что сахалинские образцы *Puccinellia vaginata* (Lange) Fern. et Weath. имеют иное число хромосом, чем в северной части его ареала, где для этого вида известно 2n=56 (ХЧЦР, 1969). Поскольку хромосомные числа у видов рода *Puccinellia* Parl. отличаются стабильностью, возможное обнаружение иного числа хромосом у сахалинских популяций *P. vaginata* будет служить указанием на существование здесь особого вида бескильницы.

Дальнейшего изучения заслуживают *Poa tatewakiana*, показавший в наших исследованиях не свойственную секции *Poa* кариологическую константность, и *Glyceria alnasteretum* Kom., в популяциях которой на о. Парамушире, кроме 20-хромосомных растений, нами обнаружены 40-хромосомные растения (Соколовская, Пробатова, 1973б), а также *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom. в связи с ее высокой морфологической вариабельностью на Сахалине. Представляют интерес как объекты дальнейшего кариологического изучения также полиморфные виды — *Festuca rubra* и *Bromopsis pumpelliana*.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, I. Бот. ж., 56, 6. — Пробатова Н. С. (1971). Новые виды мятлика (*Poa* L.) с Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 8. — Пробатова Н. С. (1974). Злаковые — *Gramineae*. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. — Соколовская А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры острова Сахалина). Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L., I. Бот. ж., 53, 12. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1973а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa*. L. II. Бот. ж., 58, 1. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1973б). Числа хромосом дальневосточных видов рода *Glyceria* R. Br. Бот. ж., 58, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1974а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. Бот. ж., 59, 9. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1974б). Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа

некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР, I. Бот. ж., 60, 5. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Gorenflot R., P. Raicu, D. Cartier, I. Ciobanu, V. Stoian, S. Staicu. (1972). Le complexe polyploïde du *Phragmites communis* Trin. Compt. rend. Acad. sci., D 274, 10. — Hedberg O. (1967). Chromosome numbers of vascular plants from arctic and subarctic North America. Arkiv bot., Kungl. Svensk. Vetenskapsakad., ser. 2, 6, 6. — Löve A., D. Löve. (1965). Taxonomic remarks on some American alpine plants. Univ. Colorado studies, ser. biol., 17. — Tateoka T. (1957). Notes on some grasses. III. 5. Affinities of the genus *Brylkinia*. Bot. Mag. Tokyo, 70, 823. — Tateoka T. (1966). Notes on *Anthoxanthum nipponicum* Honda. J. Jap. Bot., 41, 3. — Tateoka T. (1971). Observations on a mixed population of *Puccinellia nipponica* and *P. kurilensis*. (*Gramineae*). Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 14, 2. — Tateoka T. (1972). Cytotaxonomic studies of *Calamagrostis sachalinensis* and its relatives in Mount Shiomidake. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 15, 3. — Tateoka T. (1973a). A taxonomic study of the genus *Calamagrostis* in Mount Yakeishidake. Bot. Mag. Tokyo, 86. — Tateoka T. (1973б). A taxonomic study of the *Poa macrocalyx complex*, with particular reference to the populations in Eastern Hokkaido. Bot. Mag. Tokyo, 86. — Tateoka T. (1974). Phytogeographical studies of *Calamagrostis sachalinensis* (*Gramineae*). Bot. Mag. Tokyo, 87.

Ленинградский
государственный университет
и
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
Владивосток.

Получено 24 VI 1975.

УДК 581.9 : 582.475.2 (571.642)

Ю. И. Манько

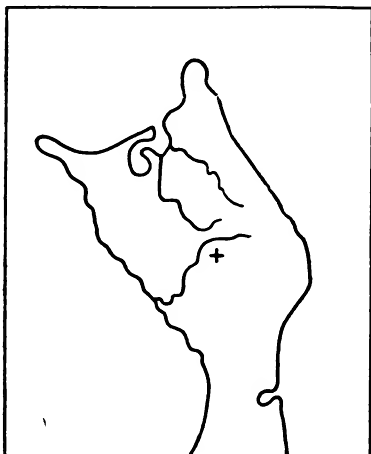
О СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПИХТЫ *ABIES SACHALINENSIS*

JU. I. MANKO. ON THE NORTHERN BORDER OF DISTRIBUTION OF *ABIES SACHALINENSIS* FR. SCHM. IN THE SAKHALIN

Пихта сахалинская является одной из основных лесообразующих пород в темнохвойных лесах о. Сахалина. О северных пределах ее распространения существуют противоречивые указания. По мнению одних авторов, она встречается до района Охи (Miyabe, Kudo, 1930; Попов, 1969; Определитель. . ., 1974), по мнению других, — распространена «на севере до полуострова Шмидта включительно, но в северной части его встречается редко» (Толмачев, 1956а : 29).

В процессе обследования нами темнохвойных лесов центральной и северной частей п-ова Шмидта в 1973—1974 гг. пихта сахалинская была встречена только в верхней части бассейна р. Пильво (см. рисунок). Наиболее крупный экземпляр ее обнаружен в ельнике мелкотравно-моховом с черникой *Vaccinium ovalifolium*, расположенном на очень пологом (3—4°) юго-восточном склоне платообразного участка к истокам ручья Полянский (левобережная часть р. Пильво); абсолютная высота около 100 м. В древостое господствует ель (*Picea ajanensis* s. l. — 9Еа), принимают участие лиственница (*Larix ochotensis* — 1Л) и единично береза *Betula ermanii*.

Средняя высота древостоя 17.6 м, средний диаметр 26.9 см, запас 352 м^3/га, сумма площадей сечения 39.2 м^2. На пробной площади произрастал один экземпляр пихты, диаметр которого на высоте груди равен 28.5 см, высота — 13.3 м, диаметр на половине высоты — 13.5 см. Прирост по диаметру на высоте груди за последние 10 лет достигал 0.6, по высоте — 120.5 см; наибольший годичный прирост в высоту (20.5 см) наблюдался в 1964 г., наименьший (4.0 см) — в 1972; в 1965 г. происходила смена главного побега. Число годичных слоев на пне — 156; по пню в виде кар-



Схематическая карта местонахождения *Abies sachalinensis* на п-ове Шмидта.

манов встречается бурая трухлявая гниль, ею не повреждена только заболонная часть. При анализе годичных слоев можно видеть, что рост пихты по диаметру неравномерный: первые 30 лет она росла замедленно, затем на протяжении 8 лет — — умеренно, потом 25 лет — хорошо, последние 93 года — умеренно. Крона пихты редкая, начинается на высоте 4.6 м. Дерево плодоносило: на мутовках, отходящих от главного побега 1967—1969 гг., имеются стержни шишек, однако на пробной площади и поблизости от нее подрост пихты не обнаружен. Ствол пихты имеет легкие изгибы в местах смены главного побега — на высотах 3.6, 4.6, 5.6, 6.2, 8.3 и 8.8 м от поверхности почвы; кора в нижней части ствола несет массовые следы повреждений насекомыми. Примерно в 70 м от этого местонахождения встречен еще один экземпляр пихты, диаметр на высоте груди которого был равен 25.5 см. Крона у этого дерева развита хорошо, но вершина сухая.

На другом участке, в ельнике с покровом из чистоуста *Osmunda cinnamommea*, находящемся в нижней части сположенного водораздела между ручьями Полянский—Пиль (абс. выс. 120 м), встречен единичный подрост и тонкомер пихты. Древостой образован елью с участием лиственницы и единичной березы каменной. Средняя высота его 17.1 м, средний диаметр 30.1 см, запас 283 $м^3$/га, сумма площадей сечения 33.1 $м^2$. Тонкомер пихты нормально развит и отличается удовлетворительным ростом. Так, пихта в возрасте 53 лет имела диаметр на шейке корня 5.4, на высоте груди — 2.9 см, высоту — 3.04 м. Прирост в высоту за последние 10 лет составлял 174 см; наибольший годичный прирост (23.5 см) наблюдался в 1966 г., наименьший (14.5 см) — в 1964.

Наличие единичной пихты сахалинской отмечено также в узкой полосе вдоль небольших водотоков, впадающих в истоки ручья Полянский. Здесь пихта встречается в ельниках с участием лиственницы, под пологом которых произрастают береза *Betula middendorffii*, кедровый стланик *Pinus pumila*, осмунда и другие виды. Пихта представлена хорошо развитыми молодыми экземплярами, диаметр которых на высоте груди достигал 20 см; у части стволов отчетливо выражена смена главного побега.

Все находки пихты сахалинской сделаны в левобережной части бассейна р. Пильво на площади, не превышающей 2—2.5 $км^2$. Она не обнаружена ни в нижней, ни в правобережной частях этой реки. Для всех участков, на которых отмечено присутствие пихты, характерны повышенное застойно-проточное увлажнение и незначительная абсолютная высота (100—120 м). Это позволяет определенно говорить об избирательном отношении пихты к условиям местопроизрастания. Удовлетворительный рост пихты, особенно ее молодых экземпляров, свидетельствует о том, что современные климатические условия в верхней части бассейна р. Пильво не являются определяющим фактором в размещении этого вида по территории. Крайне ограниченное участие пихты в составе еловых лесов описываемой территории, возможно, связано со слабым плодоношением этой древесной породы.

Таким образом, современная северная граница распространения пихты сахалинской проходит в бассейне р. Пильво. Наличие здесь преимущественно ее молодых экземпляров и удовлетворительный рост их позволяют присоединиться к мнению А. И. Толмачева (1956б, 1959) о том,

что пихта сахалинская в настоящее время на п-ове Шмидта находится в процессе расселения.

ЛИТЕРАТУРА

Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов (1974). — Попов М. Г. (1969). Растительный мир Сахалина. — Толмачев А. И. (1956а). Деревья, кустарники и деревянистые лианы Сахалина. Краткий определитель. — Толмачев А. И. (1956б). Широтные пределы распространения растений на Сахалине. Геогр. сб., VIII. — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалина. — Miyabe K., Y. Kudo. (1930). Flora of Hokkaido and Sakhalin.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
Владивосток.

Получено 2 I 1974.

УДК 581.9 : 582.29 (571.54)

С. Э. Будаева

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ БАРГУЗИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (БУРЯТСКАЯ АССР)

S. E. BUDAEVA. REGULARITIES OF DISTRIBUTION OF LICHENS IN BARGUZINSK RESERVATION (BURYAT A. S. S. R.)

Напочвенная флора лишайников на северо-восточном побережье озера Байкал в светлом редкостойном лиственничном лесу богаче, чем в других типах леса. Пышно произрастают *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. mitis*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Peltigera aphthosa*, *P. malacea*.

Из эпифитных лишайников на побережье Байкала пышно разрастаются *Evernia esorodiosa*, *Hypogymnia physodes* на лиственнице, *Usnea comosa*, *Letharia thamnodes* на кедре и пихте. Наиболее часто на всех видах древесных и кустарниковых растений встречаются *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *Parmelia sulcata*.

На побережье озера Байкал и в верховьях р. Шумилихи на каменных глыбах, валунах, каменистой россыпи часто встречаются *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi*, *Parmelia saxatilis*, *P. centrifuga*, *Umbilicaria mühlenbergii*.

В целом лихенофлора лесов нижнегорно-лесного пояса богаче по сравнению с лесами верхнегорно-лесного пояса.

Баргузинский заповедник, расположенный на северо-восточном побережье Байкала, охватывает среднюю часть Баргузинского хребта с его отрогами, а также прилегающую полосу речных и байкальских террас. Здесь в основном господствуют горно-таежные и гольцовые ландшафты (Тюлина, 1948, 1949; Ладохин, 1954; Малышев, 1957). Климат континентальный, но с элементами морского (Ладохин, Цуркан, 1948). Своеобразие рельефа и климата обусловливают некоторые особенности распределения лишайников.

При исследовании лишайников Баргузинского заповедника нами ставились следующие цели: 1) выявить их видовой состав, 2) изучить их основные местообитания.

В результате сбора и обработки огромной коллекции лишайников выявлены 180 видов из 18 семейств, 50 родов. Наибольшее количество видов приходится на род *Cladonia* — 32, далее следуют *Parmelia* — 14, *Peltigera* — 12, *Cetraria* — 9, *Nephroma* — 6; роды *Anaptychia*, *Pyxine* и *Graphis* представлены каждый одним видом.

Основными местообитаниями лишайников являются почвенный, древесный и каменистый субстраты. Распространение лишайников на этих субстратах мы изучали в разных типах леса: лиственничном, сосновом, кедрово-лиственничном, сосново-лиственничном, сосново-пихтовом, еловом и пихтовом. Несколько подробнее изучена флора лишайников в горнолесном поясе Баргузинского заповедника. Ниже рассматриваются распределение лишайников на субстратах и их видовой состав.

Лишайники нижнегорно-лесного пояса

Нижнегорно-лесной пояс представляет полосу, лежащую у подножья Баргузинского хребта и его отрогов. Ширина его доходит до 25 км. Абсолютные высоты от 450 до 600 м. Леса образованы лиственницей, кедром, пихтой, сосной и елью (Малышев, 1955). Лишайники в разных типах леса распределены неравномерно.

Лиственничные леса. На побережье Байкала широко распространены лиственничные леса, они приурочены к бедным и наиболее холодным почвам. Подробно леса данного типа изучали Л. Н. Тюлина (1954) и Л. И. Малышев (1955). Леса состоят из *Larix sibirica* и *L. dahurica*. Древостой изрежен. На песчаной террасе Байкала изредка встречается кедровый стланик *Pinus pumila*.

Формация лиственничных лесов, исследованная нами в Баргузинском заповеднике в устье рек Езовки, Давше, Большой речки, Шумилихи,

ТАБЛИЦА 1

Распространение напочвенных лишайников на северо-восточном побережье озера Байкал в различных ассоциациях Баргузинского заповедника

Вид	Мохово-лишайниковый лиственничник	Ассоциация стланика	Багульниковый лиственничник	Багульниково-кедровый лиственничник	Зеленомошный сосняк	Кустарничково-травяной пихтарник
Alectoria ochroleuca	—	+	—	—	—	—
Baeomyces carneus	—	+	—	—	—	—
B. placophyllus	—	—	—	—	—	+
B. rufus	—	+	—	—	—	—
Biatora granulosa	—	+	—	—	+	+
B. uliginosa	—	—	—	—	—	+
Cetraria cucullata	+	+	+	+	+	—
C. islandica	+	+	+	+	+	+
C. laevigata	+	+	+	+	+	—
C. nigricans	—	+	—	—	—	—
C. nivalis	—	+	—	—	—	—
Cladonia alpestris	+	+	+	+	+	+
C. amaurocraea	+	—	+	+	+	—
C. cariosa	—	+	—	—	—	—
C. cenotea	—	+	—	—	—	—
C. coccifera	—	+	—	—	—	+
C. cornuta	+	+	+	+	+	+
C. crispata	—	+	+	—	+	+
C. deformis	+	+	—	—	+	+
C. degenerans	—	—	—	—	+	—
C. fimbriata	+	+	—	+	—	+
C. gracilis	+	+	—	—	—	+
C. mitis	+	+	+	+	+	+
C. pleurota	+	+	—	—	+	+
C. pyxidata	—	+	—	—	—	—
C. rangiferina	+	+	+	+	+	+
C. sylvatica	—	+	+	—	—	—
C. uncialis	+	+	+	+	+	+
C. verticillata	—	+	—	—	—	—
Nephroma arcticum	—	—	—	—	+	+
Pannaria pezizoides	—	—	—	—	—	+
Peltigera aphthosa	+	+	+	+	+	+
P. malacea	+	+	+	—	+	—
P. rufescens	—	—	—	—	—	+
P. venosa	—	—	—	—	—	+
Solorina crocea	—	—	—	—	—	
Stereocaulon alpinum	—	+	—	—	—	—
S. condensatum	—	+	—	—	—	—
S. paschale	+	+	—	—	—	—
S. tomentosum	+	—	—	—	+	+

Примечание. + присутствие вида, — отсутствие.

представлена двумя группами ассоциаций: багульниковыми лиственничниками и мохово-лишайниковыми лиственничниками.

Багульниковый лиственничник — самая распространенная на побережье Байкала ассоциация — расположен на байкальских и верхних речных террасах, иногда занимает наиболее мелкоземистые, сложенные илисто-песчаными отложениями и менее дренированные участки. Кустарники и кустарнички образуют густой покров. Фон создают *Ledum palustre* (cop_2), несколько скрытая под его пологом *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*. Обычно присутствует *Vaccinium uliginosum*, изредка встречается *Juniperus sibirica*.

ТАБЛИЦА 2

Распределение эпифитных лишайников на древесных породах в различных ассоциациях

Вид	Багульниковый лиственничник		Мохово-лишайниковый лиственничник		Багульниково-кедровый лиственничник		Травяно-кустарничково-сосновый лиственничник				Травяной ельник	
	лиственница	кедр	лиственница	кедр	лиственница	кедр	сосна	лиственница	ель	береза	ель	береза
Biatora symmicta	к	к	к	к	к	к	—	—	—	к	к	к
Bryopogon chalibeiformis	—	к	к	—	—	—	—	—	к	к	к	к
B. implexus	к	к	к	к	к	к	о	со	к	ко	к	к
B. niduliferus	к	—	к	к	к	к	с	со	—	ко	—	к
Buellia disciformis	—	—	—	—	—	—	—	—	с	к	кс	к
B. schaereri	о	—	—	—	—	с	—	к	—	—	—	—
Calicium trabinellum	—	—	—	—	—	—	к	к	—	—	—	—
C. viride	о	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—
Candellariella vitellina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cetraria ciliaris	к	к	кс	к	ко	ко	о	с	—	к	—	к
C. laureri	—	—	—	—	к	о	со	о	—	о	—	—
C. pinastri	ко	к	кс	к	кс	к	о	со	к	к	ко	—
C. saepincola	к	к	к	к	к	к	—	—	—	к	—	к
Cladonia bacillaris	о	—	—	—	—	кл	о	о	—	—	—	—
C. bacilliformis	—	—	—	—	—	кл	—	о	—	—	—	—
C. botrytes	—	—	—	—	—	кл	о	о	—	—	—	—
C. cenotea	—	—	—	—	—	—	о	о	—	—	—	—
G. cornuta	—	—	—	—	—	—	о	о	—	о	—	—
C. deformis	о	—	—	—	—	кл	о	о	—	—	—	—
C. digitata	—	—	—	—	о	—	—	о	—	—	—	—
C. fimbriata	о	—	—	—	о	кл	—	—	—	—	—	—
C. pleurota	о	—	о	—	о	о	о	—	—	—	—	—
Evernia esorodiosa	к	к	—	к	к	к	—	—	—	—	—	—
Hypogymnia bitteri	ко	к	ко	к	со	к	—	со	кс	к	—	—
H. physodes	ко	к	к	к	ско	к	со	со	—	ко	ско	к
Letharia thamnodes	к	к	—	к	к	к	о	к	к	к	к	к
Lobaria pulmonaria	—	—	—	—	—	—	—	—	к	—	—	—
Mycoblastus sanguinarius	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—
Nephroma helveticum	—	—	—	—	—	—	—	—	к	—	к	кл
Parmelia exasperatula	—	—	—	—	—	—	—	—	к	—	к	к
P. olivacea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	к	к
P. sulcata	к	к	к	к	ск	к	со	со	ко	к	ско	к
P. ullophylodes	—	—	—	—	—	к	—	—	—	—	—	—
Parmeliopsis ambigua	о	к	ко	к	с	кс кл	о	ос	—	к	—	—
P. hyperopta	ко	к	к	к	ккл	кл	о	ко	—	к	—	—
P. pallescens	—	—	—	—	—	—	со	с	—	—	—	—
Physcia aipolia	—	—	—	—	—	—	—	—	к	к	кс	к
Ph. grisea	—	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	к
Psora scalaris	—	—	—	—	со	—	о	с	—	—	—	—
Ramalina dilacerata	к	к	—	—	к	к	—	к	кс	к	ко	к
R. pollinaria	к	—	—	—	к	—	—	—	к	—	—	—
Usnea comosa	к	к	к	к	кс	к	—	—	—	—	ко	к

Примечание. к — лишайники, растущие на кроне; с — лишайники на стволе; о — лишайники, растущие у основания ствола; кл — лишайники на корневых лапах деревьев.

В напочвенном покрове произрастают мхи и лишайники. Из лишайников на почве можно встретить *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. mitis*, *Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *C. islandica*, их обилие sp, кроме того, встречаются *Peltigera malacea*, *P. aphthosa* (табл. 1). Проективное покрытие напочвенных лишайников — 10—20%.

Эпифитная флора лишайников светлого лиственничного леса довольно богата.

Larix sibirica. Кора лиственницы грубая, темная, бугорчатая. В основании стволов лиственницы часто встречаются *Cladonia pleurota*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Calicium viride*, *Cetraria pinastri*. Крона и ветви густо обвешаны хорошо развитыми *Bryopogon jubatus*, *B. implexus*, *B. niduliferus*. Пышно развиваются на ветвях *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *C. ciliaris*, *Parmelia sulcata* (табл. 2). Иногда подрост лиственницы, а также сухие ветви деревьев бывают сплошь покрыты лишайниками.

В лиственничных лесах на побережье Байкала часто встречаются молодые кедры. В нижней части кроны, на ветвях часто произрастают *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *C. ciliaris*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Parmelia sulcata*; встречаются *Evernia esorodiosa*, *Letharia thamnodes*, *Usnea comosa* (табл. 2).

Ветви кустарников, особенно сухие, также покрываются лишайниками *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria saepincola*, *C. pinastri*; меньшее покрытие приходится на *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*.

Мохово-лишайниковые лиственничники встречаются на песчаных террасах побережья Байкала в редкостойных лиственничных лесах. В напочвенном покрове широко распространены мхи и лишайники почти в равном соотношении, среди которых редкими вкраплениями растут *Empetrum nigrum* и *Bergenia crassifolia*. Напочвенная флора лишайников развита, они достигают 10—12 см высоты и имеют хорошую жизненность. Проективное покрытие напочвенных лишайников в этой ассоциации — 50—60%. На почве среди мхов пышно растут *Cladonia alpestris*, *C. amaurocraea*, *C. mitis*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina*, *C. uncialis* и *C. gracilis* (в обилии cop_1); редкие вкрапления образуют *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. laevigata*, *Stereocaulon tomentosum*, *Peltigera aphthosa* и *P. malacea* (в обилии sp). Всего на почве отмечаются 17 видов лишайников. Эпифитные лишайники древесных пород в этой ассоциации представлены в основном указанными выше видами.

Видовой состав лишайников пней и мертвой древесины представлен в табл. 3. На пнях пышное развитие получают *Cladonia cenotea*, *C. deformis*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria pinastri*.

Кедрово-лиственничные леса. На побережье Байкала формация кедрово-лиственничного леса представлена ассоциацией багульниково-кедрово-лиственничного леса. Древостой состоит из кедра и лиственницы, кроме того, встречается береза. Среди мхов и кустарников напочвенные лишайники встречаются отдельными вкраплениями. Это *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. cornuta*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Peltigera malacea*, *P. aphthosa* (все в обилии sp). Проективное покрытие напочвенных лишайников не более 10%. Распределение эпифитных лишайников следующее.

Larix sibirica. В основании стволов лиственницы отмечены трубчатые *Cladonia* — *C. pleurota*, *C. digitata*, *C. fimbriata*. Нижние, особенно сухие ветви лиственницы сплошь усеяны лишайниками *Usnea comosa* и *Hypogymnia physodes*, которые встречаются наиболее часто. Кроме того, отмечены *Bryopogon niduliferus*, *B. implexus*, *B. jubatus*, *Letharia thamnodes*, *Cetraria pinastri* и др. (табл. 2).

Pinus sibirica. На корневых лапах кедра отмечены *Cladonia deformis*, *C. botrytes*, *C. bacillaris*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. В основании стволов встречаются *Cladonia pleurota* и редко *Cetraria laureri*. Нижние сухие ветви кедра обильно покрыты лишайниками *Usnea comosa*, *Le-*

tharia thamnodes. Менее распространены *Evernia esorodiosa*, *Parmelia sulcata*, *Cetraria pinastri*, *C. ciliaris* (табл. 2).

На кустарниках и кустарничках ***Yaccinium uliginosum, Juniperus sibirica, Ledum palustre*** широко распространены *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. На можжевельнике в данных условиях не всегда встречается *Cetraria juniperina*, а часто отмечается *C. pinastri*.

Многочисленные пни, широко распространенные в кедрово-лиственничных лесах, обильно покрыты лишайниками. Обычно доминируют *Cladonia digitata*, *C. botrytes*, *C. bacillaris*. Кроме того, встречаются *Cetraria pinastri* и *Hypogymnia physodes* (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Лишайники, встречающиеся на пнях и валежнике

Вид	Багульниковый лиственничник		Мохово-лишайниковый лиственничник		Ассоциация стланика		Багульниково-кедровый лиственничник	
	пень	валежник	пень	валежник	пень	валежник	пень	валежник
Bryopogon implexus	—	—	—	—	—	—	+	+
Cetraria cucullata	+	—	+	—	—	—	—	+
C. islandica	—	—	+	—	—	—	—	—
C. laevigata	—	+	+	+	+	—	—	—
C. laureri	+	—	—	—	—	—	—	+
C. pinastri	+	+	+	+	+	+	+	+
C. saepincola	+	+	+	+	—	—	+	+
Cladonia alpestris	—	+	—	+	—	—	—	—
C. amaurocraea	—	+	+	+	—	—	—	+
C. bacillaris	+	+	+	+	—	—	+	—
C. bacilliformis	+	—	+	+	—	+	+	+
C. botrytes	+	+	+	+	+	+	+	+
C. cenotea	+	+	+	+	+	+	+	+
C. chlorophea	—	+	+	+	—	—	+	+
C. coniocraea	+	+	—	+	—	—	+	+
C. cornuta	+	+	—	+	+	—	+	+
C. deformis	+	+	+	+	+	+	+	+
C. digitata	+	—	+	—	—	—	+	—
C. fimbriata	—	—	+	—	—	—	+	—
C. gracilis	—	+	—	+	—	+	+	+
C. pleurota	+	+	+	+	—	—	+	+
C. rangiferina	—	+	—	+	—	—	—	—
Hypogymnia bitteri	+	—	+	+	—	+	+	+
H. physodes	+	+	+	+	+	+	+	+
Letharia thamnodes	+	—	+	—	—	—	+	+
Mycoblastus sanguinarius	+	+	+	—	+	+	+	+
Parmelia sulcata	+	+	+	+	+	+	+	+
Parmeliopsis ambigua	+	+	+	+	+	+	+	+
P. hyperopta	+	+	+	+	+	+	+	+
P. pallescens	+	—	—	—	—	+	—	—
Usnea comosa	+	—	—	—	—	+	—	—

Примечание. + — присутствие вида, — — его отсутствие.

Крыши и заборы. Влажный климат, частые туманы в бухте Давше благоприятствуют росту лишайников на заборах и крышах. На заборах они в основном поселяются на их верхней части; это можно объяснить тем, что наверху лучше удерживаются влага (дождь, снег) и пыль — источник питания лишайников. Лишайники на заборах поселяются с подветренной стороны озера Байкал. Это объясняется сильными ветрами, дующими с Байкала. На заборах пышно разрастаются листоватые лишайники *Parmeliopsis pallescens*, *P. hyperopta*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, которые здесь доминируют.

Отмечены накипные лишайники *Candelariella vitelina*, *Rinodina sophodes*. На крышах встречаются те же виды лишайников и другие, в частности *Xylographa abietina* и *Letharia thamnodes*.

Отроги Баргузинских хребтов вплотную подходят к Байкалу и образуют каменистые осыпи. На каменистых россыпях на мысах Езовочном и Черном растут разнообразные лишайники. У подножия хребтов огромные каменные глыбы покрыты лишайниками *Asahinea chrysantha*, *Umbilicaria muhlenbergii*, *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*. Выше на рос-

ТАБЛИЦА 4

Распространение лишайников на каменистых россыпях

Вид	Берег Байкала	Харпусовые озера	Верховье р. Шумилихи
Alectoria ochroleuca	+	+	+
Asahinea chrysantha	+	+	+
A. scholanderi	+	+	+
Baeomyces placophyllus	—	—	+
Biatora granulosa	—	+	+
Caloplaca jungermanniaea	—	+	—
Candelariella vitellina	—	+	—
Cladonia alpicola	—	+	+
C. amaurocraea	—	+	+
C. bacillaris	—	+	—
C. bacilliformis	—	+	—
C. bellidiflora	—	—	+
C. coccifera	+	—	+
C. coniocraea	+	+	—
C. cornuta	+	+	+
C. crispata	—	+	+
C. decorticata	—	+	+
C. deformis	+	+	+
C. gracilis	—	+	+
C. mitis	+	—	+
C. pleurota	+	+	+
C. rangiferina	+	+	+
C. sylvatica	—	+	—
Cornicularia odontella	—	+	+
Haematomma ventosum	+	—	+
Hypogymnia physodes	+	—	—
Lecidea crustulata	—	—	+
Leptogium saturninum	—	+	—
Lobaria isidiosa	—	+	—
Nephroma arcticum	—	+	—
N. bellum	+	+	+
N. helveticum	+	+	—
N. parile	—	+	—
N. resupinatum	+	+	—
Pannaria pezizoides	—	—	+
Parmelia centrifuga	+	—	—
P. saxatilis	+	—	+
P. stygia	+	—	+
Peltigera aphthosa	—	+	—
P. canina	—	+	—
P. erumpens	—	+	—
P. leucophlebia	—	+	—
P. malacea	—	+	—
Physcia caesia	+	—	—
Ph. grisea	+	—	—
Solorina crocea	—	—	+
Stereocaulon alpinum	—	+	—
S. paschale	—	+	—
Umbilicaria deusta	+	—	—
U. mühlenbergii	—	+	+
Xanthoria substellaris	+	—	—

Примечание. + присутствие вида, — его отсутствие.

сыпях обнаружены *Parmelia centrifuga*, *P. stygia*, *Alectoria ochroleuca*, *Asahinea scholanderi* и др. (табл. 4). Всего отмечены 24 вида лишайников.

У южной границы Баргузинского заповедника в устье р. Шумилихи широко распространены заросли кедрового стланика (см.: Моложников, 1969). Л. Н. Тюлина (1967) указывает, что устье Шумилихи расположено на самом влажном отрезке восточного побережья северного Байкала и здесь в наибольшей степени сказывается охлаждающее влияние этого озера на прибрежную растительность.

Средняя высота кедрового стланика 3 м, средний диаметр — 12 см. Над его густым пологом возвышаются редкие лиственницы, имеется подрост кедра и березы. В напочвенном покрове произрастают *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*. Под пологом кедрового стланика господствуют зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, лишайники *Cladonia rangiferina*, *C. uncialis*, *C. alpestris*, *C. mitis*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *C. cucullata*. Проективное покрытие лишайников составляет 40%. Лишь на более сухих повышенных участках микрорельефа рядом с сухим валежником стланика произрастают такие лишайники, как *C. deformis*, *C. pleurota* и *C. cenotea*, которые в лиственничном лесу чаще встречаются на гнилых пнях, валежнике, в основании стволов деревьев. Кроме того, на почве встречаются *C. crispata*, *C. cornuta* (в обилии cop_1). Иногда можно встретить *Stereocaulon condensatum*, *Baeomyces carneus*, *Biatora granulosa* (их обилие sp). Всего в устье Шумилихи в зарослях кедрового стланика обнаружены 30 видов напочвенных лишайников (табл. 1).

На песках и в полосе кедрового стланика в устье Шумилихи на побережье Байкала обнаружено специфическое распределение лишайников. На песках с редкими зарослями кедрового стланика произрастает аркто-альпийский вид *Cetraria nivalis*, проективное покрытие которого составляет 20%. Вместе с ним на песках встречается *C. cucullata*, а под пологом стланика — *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. mitis*, *Peltigera malacea*, *Cetraria laevigata*, *C. nigricans*, *Stereocaulon paschale*, *Alectoria ochroleuca*. Здесь же произрастают *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*.

Эпифитная флора лишайников выражена слабее напочвенной. На березе, кедровом стланике, голубике чаще всего встречаются *Cetraria saepincola*, *C. pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. Здесь же на голубике и кедровом стланике отмечена *Cetraria juniperina* с плодовыми телами, хотя данный вид не был обнаружен на древесных и кустарниковых породах в устье рек Езовки, Давше и Большой речки. Пышное разрастание *Cetraria nivalis* можно объяснить охлаждающим влиянием Байкала в районе Шумилихи. На кедровом стланике отмечены *Mycoblastus sanguinarius*, *Cladonia deformis*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*.

Выше по Шумилихе, в 2 км от устья, широко распространены сосновый лес с бруснично-черничным покровом. Древостой состоит в основном из сосны, но встречаются береза и ольха. На почве наряду с черникой и брусникой произрастают *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *Peltigera aphthosa*, *P. malacea*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. laevigata* (их обилие cop_1). Реже встречаются *Cladonia pleurota* и *C. cornuta*.

Рассмотрим распространение лишайников на основных древесных породах.

Pinus sylvestris. Кора сосны обычно гладкая и сильно шелушащаяся. В основании нижней части стволов, где задерживается больше пыли и влаги, растут лишайники рода *Cladonia*: *C. gracilis*, *C. deformis*, *C. cenotea*. Иногда встречается *Cetraria pinastri*. Выше на стволах отмечены *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis pallescens*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Letharia thamnodes*, *Bryopogon implexus*.

Abies sibirica. В основании стволов отмечены *Buellia disciformis*, *Graphis scripta*. На стволах произрастают *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Buellia disciformis*, *Parmelia exasperatula*, *P. sulcata*. Нижняя часть кроны густо покрыта *Bryopogon niduliferus*, *B. implexus*, *B. jubatus*, *Le-*

tharia thamnodes, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Buellia disciformis* и др.

Alnus fruticosa. В основании стволов обнаружены *Cladonia pleurota*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *P. pallescens*, *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*. На ветвях встречаются *Parmelia sulcata*, *Caloplaca pyracea*, *Biatora symmicta*, *Hypogymnia physodes.*

Pinus pumila. Кора старого кедрового стланика имеет многочисленные трещины, бугры, неровности. В нижней части стволов можно встретить *Cladonia pleurota*, *C. botrytes*, *C. cenotea*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *P. pallescens*. На ветвях произрастают *Cetraria pinastri*, *C. juniperina*, *C. saepincola*, *Hypogymnia physodes.*

На валежниках отмечены *Cladonia botrytes*, *C. digitata*, *C. deformis*, *C. coniocraea*, *C. gracilis*. Кроме того, встречаются *Leptogium saturninum*, *Lobaria pulmonaria*, *Peltigera aphthosa*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Nephroma resupinatum*, *N. bellum*, *Icmadophyla ericetorum.*

В данном типе леса распространены крупные валуны, расположенные в низине. Валуны обильно покрыты мхами и лишайниками. Большое проективное покрытие имеют *Nephroma arcticum* и *Lobaria isidiosa*. Здесь отмечены *Cladonia deformis*, *C. botrytes*, *C. cenotea*, *C. cornuta.*

В среднем течении р. Езовки лес сосново-пихтовый с травяным и кустарничковым покровом из брусники. Из лишайников изредка можно встретить *Cladonia rangiferina*. Пышное развитие получают эпифитные лишайники.

Pinus sylvestris. Деревья в основном высокоствольные, кора блестящая и шелушащаяся. В основании стволов отмечены *Cladonia pleurota*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. digitata*, *Cetraria pinastri*, *C. laureri*. Выше на стволах встречаются *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Hypogymnia physodes.*

Abies sibirica. В основании стволов произрастают *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Buellia disciformis*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. Выше на стволах встречаются *Parmelia sulcata*, *Usnea comosa*, *Hypogymnia physodes*. В нижней части кроны на ветвях доминируют *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, менее развиты *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. На сухих ветвях часто встречаются *Nephroma helveticum*, *N. bellum.*

В среднем течении р. Давше, в 12.5 км от устья находятся покосы (высота 520 м над ур. м.). Здесь распространены сосново-лиственничные леса с травяно-кустарничковым покровом. На почве отмечены *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, лишайники *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Cladonia rangiferina.*

Богаче представлены эпифитные лишайники (табл. 2).

На валежнике встречаются *Cladonia botrytes*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. gracilis*, *C. deformis*, *C. cenotea*, *Xylographa abietina* и др.

Здесь среди покосов встречаются еловые леса с богатым травяным покровом. Растут *Lonicera coerulea*, *Rubus saxatilis*, *R. arcticus*; на почве из лишайников отмечены *Peltigera aphthosa*, *P. canina*. На стволах ели *Picea obovata* отмечены *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Ramalina dilacerata*, *Buellia disciformis*, *Physcia aipolia*. На ветвях отмечены *Cetraria pinastri*, *Bryopogon implexus*, *B. nidulіferus*, *B. chalibeiformis*, *Letharia thamnodes*, *Biatora symmicta* (табл. 2). В этой таблице указаны лишайники, встречающиеся на березе. Видовой состав лишайников пней и валежника довольно богатый. Обнаружены *Lobaria pulmonaria*, *Icmadophyla ericetorum*, *Leptogium saturninum*, *Cladonia botrytes*, *C. cenotea* и др.

В устье р. Кермы (правый приток Большой речки) склоны горы заняты гарью. Лишайники на почве отсутствуют. Изредка на обгорелых пнях встречаются *Peltigera erumpens*, *P. spuria.*

Узкий берег Большой речки и р. Кермы занят пихтой, елью, ивой, березой. На всех древесных породах обитают *Lobaria pulmonaria*, *Leptogium saturninum*, *Parmelia sulcata*, *Physcia aipolia*, *Ramalina dilacerata*, *Candelariella vitellina*, *Buellia disciformis*, *Biatora symmicta*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria pinastri* и др. На пнях и валежнике встречаются следую-

щие виды лишайников: *Cladonia cornuta*, *C. coniocraea*, *C. pleurota*, *Peltigera spuria*, *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *Parmelia exasperatula*.

В среднем течении Большой речки в районе горячих ключей имеются выходы термальных вод. Здесь исключительно своеобразный кедрово-сосново-пихтовый лес с осиной; произрастает и кедровый стланик, который обычно господствует в высокогорных ландшафтах. Напочвенный покров образуют травы.

Флористический состав эпифитных лишайников довольно интересен. Обнаружены *Anaptychia speciosa*, *Peltigera horizontalis*, *Usnea longissima*, *Collema nigrescens*, которые в заповеднике являются довольно редкими.

Своеобразна и интересна флора лишайников ***Populus suaveolens.*** Ствол ее гладкий, ровный. Высота 28 м, средний диаметр — 40—50 см. В основании стволов произрастают *Nephroma helveticum*, *N. parile*. Выше на стволах отмечены *Bilimbria sphaeroides*, *B. obscurata*, а еще выше — *Lobaria pulmonaria*, *Anaptychia speciosa*, *Physcia grisea*, *Ph. ciliata*, *Ph. tribacia*, *Collema nigrescens*. На ветвях встречаются редко мелкие лопасти *Parmelia sulcata*, *P. exasperatula*. Здесь же отмечены *Caloplaca pyracea*, *C. haematites*. Всего на осине обнаружены 27 видов лишайников.

Pinus sylvestris. Средняя высота 25—28 м, средний диаметр — 50 см. В основании стволов пышно развиты *Cladonia cenotea*, *C. cornuta*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria pinastri*, *Psora scalaris*. Выше на стволах отмечены *Letharia thamnodes*, *Bryopogon niduliferus*, *B. implexus*. Всего на сосне отмечено 20 видов лишайников.

Abies sibirica. На коре поселяются многие лишайники. В основании стволов пышно развиваются *Graphis scripta*, *Buellia disciformis*, *Parmelia sulcata*. Нижняя часть кроны покрыта лопастями *Lobaria pulmonaria*, *Leptogium saturninum*, *Anaptychia speciosa* и другими видами. С веток свешиваются длинные нити *Usnea longissima*. На пихте отмечены 30 видов лишайников.

Ствол и ветви ***Pinus pumila*** покрыты лопастными лишайниками *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *Parmelia sulcata*. В основании стволов обнаружены *Mycoblastus sanguinarius*, *Nephroma parile*, *Biatora vernalis*, *Hypogymnia physodes*. Всего отмечены 9 видов.

На замшелых камнях обнаружены *Peltigera horizontalis* и *P. canina*. На валежнике найдены *Peltigera polydactyla*, *Icmadophyla ericetorum*, *Cladonia gracilis*, *C. coniocraea*, *C. botrytes*, *Nephroma resupinatum* и др.

Лишайники верхнегорно-лесного пояса

В среднем течении р. Шумилихи, где расположено тихое, прозрачное горное озеро (Банников, Устинов, 1966), распространен пихтарник, который образует верхнюю границу леса на Баргузинском хребте. Высота 1100 м над ур. м. В смеси с пихтой встречается береза. Подлесок состоит из кедрового стланика, местами встречаются куртины золотистого рододендрона. Напочвенный покров образуют *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Bergenia crassifolia* и лишайники. Из лишайников на почве встречаются (в обилии cop_1—sp) *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. uncialis*. Реже встречаются *Biatora granulosa* и *B. uliginosa*. Здесь же на почве отмечена *Peltigera venosa*.

Эпифитная флора лишайников изучалась нами на пихте, березе, кедровом стланике.

Abies sibirica. В основании стволов произрастают *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Hypogymnia physodes*. Выше на стволах отмечены *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia bitteri*. В нижней части кроны на сухих ветвях встречаются *Nephroma resupinatum* и *N. bellum*, а также *Parmelia exasperatula*, *Letharia thamnodes*, *Hypogymnia physodes*, *Bryopogon jubatus*, *B. implexus* и очень редко — *Cetraria laureri*.

Betula lanata. В основании стволов произрастают *Cladonia pleurota*, *C. coniocraea*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sul-*

cata. На стволах отмечены *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetratia pinastri*. Ветви в нижней части кроны покрыты лишайниками *Letharia thamnodes*, *Cetraria saepincola*, *Bryopogon implexus*.

***Pinus pumila*.** В основании стволов отмечены *Cladonia cenotea*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *Parmeliopsis ambigua*. На стволах встречаются *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*.

На валежнике отмечены *Cladonia botrytes*, *C. cenotea*, *C. deformis*, *C. pleurota*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Mycoblastus sanguinarius*.

Широко распространенные каменистые россыпи покрыты лишайниками. На крупных валунах с мелкоземом и хвоей на поверхности произрастают *Lobaria isidiosa*, *Nephroma arcticum*, *N. parile*, *N. bellum*, *Cladonia cenotea*, *C. deformis*. На голых камнях отмечены *Parmelia saxatilis*, *P. centrifuga*, *Caloplaca ferruginea*.

На местности вокруг Хариусовых озер произрастает сосновый лес, образующий крупные массивы. Подлесок образует кедровый стланик. Редко встречаются пихта и береза. Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Bergenia crassifolia*. Имеются вкрапления мхов и лишайников. На почве встречаются *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. sylvatica*, высота которых составляет 8—10 см, реже встречаются *C. cornuta* и *Peltigera aphthosa*.

***Betula verrucosa*.** На корневых лапах отмечены *Cladonia deformis* и *C. pleurota*. В основании нижней части стволов отмечены *Mycoblastus sanguinarius*, *Nephroma parile*, *Peltigera aphthosa*. Выше на стволах встречаются *Buellia disciformis*, *Parmeliopsis pallescens*. Ветви обильно покрыты *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*. Всего на березе отмечены 18 видов лишайников.

***Abies sibirica*.** Кора пихты гладкая, но в нижней части ствола обычно бугорчатая и трещиноватая. В отличие от сосны и березы на стволах и ветвях пихты и на нижней части стволов пышно разрастаются лишайники. На нижней части стволов пихты обитают *Mycoblastus sanguinarius*, *Lobaria pulmonaria*, *Graphis scripta*. Выше на стволах встречаются *Cetraria laureri*, *Letharia thamnodes*, *Usnea comosa*. На ветвях отмечены *Anaptychia speciosa*, *Buellia disciformis*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Biatora symmicta*; среди них пышно разрастается *Usnea comosa*. Кроме того, встречаются *Cetraria pinastri* и *Nephroma helveticum*. Всего на пихте отмечено 20 видов лишайников.

***Pinus sylvestris*.** Кора сосны сильно шелушится, поэтому лишайники обычно поселяются в нижней части ствола. В основании стволов отмечены *Cladonia digitata*, *C. deformis*, *C. cenotea*. Иногда встречается *Psora scalsris*. Выше на стволах распространены *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Cetraria pinastri*, *Parmelia sulcata*.

Ветви ***Pinus pumila*** обычно покрыты лишайниками *Hypogymnia physodes*, *Mycoblastus sanguinarius*. *Parmelia sulcata*, *Buellia disciformis*, *Cetraria pinastri*.

В сосновом лесу часто встречается разложившийся и сгнивший валежник, который нередко покрыт лишайниками *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *P. pallescens*, *Cetraria pinastri*, *C. laureri*, *Biatora symmicta*; отмечены виды *Cladonia botrytes*, *C. cenotea*, *Icmadophyla ericetorum*. На сильно разложившемся валежнике часто встречаются *Cladonia amaurocraea*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*. Кроме того, отмечены *Nephroma resupinatum*, *N. parile*, *N. helveticum*.

Сосна, поднимаясь на склон Баргузинского хребта, затем сменяется сплошными зарослями кедрового стланика и каменистыми россыпями. Южные склоны его хорошо обогреваются солнцем. На валунах и камнях с мелкоземом отмечены многие виды *Cladonia* и *Nephroma*. На камнях широко распространены накипные лишайники. Здесь обнаружены *Caloplaca jungermanniaea*, *Candelariella vitellina*, *Biatora granulosa*. У подножия горы на валунах часто встречаются лишайники рода *Umbilicaria*, на валунах с мелкоземом лишайники рода *Cladonia* (табл. 4).

В верховье р. Кермы распространен сосняк черничный. Кроме того, в состав покрова входят брусника, мхи и лишайники *Cladonia rangiferina*, *C. cornuta*, *C. sylvatica*, *Peltigera malacea*. Эпифитная флора в основном представлена теми видами, которые указывались для видов древесных и кустарниковых растений района Хариусовых озер. В верховье Кермы на кедровом стланике часто отмечается *Cetraria juniperina*, а на замшелых камнях в увлажненных и затененных местах — *Nephroma arcticum*.

Таким образом, на побережье Байкала в горно-лесном поясе обнаружена зависимость распространения эпифитных и напочвенных лишайников от следующих экологических факторов: субстрата, типа леса, влажности. Лишайники, поселяясь на влажных субстратах, развиваются более пышно и обильно. Такое явление наблюдается на побережье Байкала, где напочвенные лишайники родов *Cladonia*, *Cetraria* и *Peltigera* образуют пышные формы.

Субальпийский пояс

Выше по р. Шумилихе, по дну трога широко распространены березовые леса паркового типа с травяным или травяно-кустарничковым покровом из черники. На почве отмечены *Cladonia crispata*, *C. uncialis*.

Эпифитные лишайники распространены в незначительном количестве; изредка в основании стволов березы встречаются *Cladonia pleurota* и *C. fimbriata*, а выше на стволах отмечены *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *C. saepincola*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*.

На ***Pinus pumila*** отмечены *Cladonia cenotea*, *C. deformis*, *C. pleurota*, *C. coniocraea*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Parmelia sulcata*, *Cetraria pinastri*.

На ***Juniperus sibirica*** и ***Vaccinium uliginosum*** найдены *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria saepincola*.

Редко встречающиеся пни покрыты *Cladonia botrytes*, *C. pleurota*, *C. coniocraea*, *C. cenotea*.

Значительную площадь занимают каменистые россыпи. На замшелых камнях отмечены *Cladonia pleurota*, *C. cenotea*, *C. rangiferina*, *Nephroma parile*, *N. arcticum*, *Peltigera malacea*, *P. polydactyla*, *Lobaria isidiosa*, *Cetraria pinastri*.

Альпийский пояс

В верховье р. Шумилихи растительность паркового типа сменяется ерниками и зарослями кедрового стланика. Это происходит на высоте 1542—1600 м. над ур. м. Широко распространены каменистые россыпи. В зарослях ерника и кедрового стланика под их пологом отмечены *Cladonia rangiferina* и *C. mitis* (в обилии sp). На почве в более увлажненных местах встречается *Cetraria islandica*, а на более сухих — *Cladonia crispata*.

Эпифитная флора лишайников довольно бедная и однообразная. На кедровом стланике в основании стелющихся стволов, хорошо прогреваемых солнцем, отмечены *Cladonia bacilliformis*, *C. cenotea* и *Asahinea scholanderi*. На ветвях кедрового стланика встречаются *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia physodes*.

На кустарниках ***Salix lanata*** и ***Rhododendron aureum*** отмечены *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia physodes*.

Широко распространенные здесь каменистые россыпи, камни обильно покрыты лишайниками. Наиболее распространены на почве *Solorina crocea* и *Thamnolia vermicularis*. На камнях встречаются *Nephroma bellum*, *Umbilicaria mühlenbergii*, *Haematomma ventosum*, *Parmelia stygia*, *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi* и др. Всего отмечено 26 видов лишайников. Видовой состав их представлен в табл. 4.

В заключение выражаю свою искреннюю благодарность сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР за предоставление необходимой литературы, коллекции лишайников И. И. Абрамову, Н. С. Голубковой, ныне

покойному А. Н. Окснеру, а также А. В. Домбровской, К. А. Рассадиной, Н. В. Седельниковой, Л. И. Бредкиной, И. И. Макаровой и другим за постоянное внимание и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г., Устинов С. К. (1966). Баргузинский заповедник. — Ладохин Н. П. (1954). О древнем оледенении Баргузинского хребта. В кн.: Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР, 1. — Ладохин Н. П., А. М. Цуркан. (1948). Очерк местного климата прибрежной зоны Баргузинского государственного заповедника. Тр. Баргузинск. гос. заповедн., 1. — Малышев Л. И. (1955). Леса побережий северо-восточного Байкала и закономерности в их распределении. В кн.: Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР, 2. — Малышев Л. И. (1957). Вертикальное распределение растительности на побережье северного Байкала. Изв. Вост. филиалов АН СССР, 10. — Моложников В. Н. (1969). Распределение кедрового стланика на Баргузинском хребте. Бот. ж., 54, 6. — Тюлина Л. Н. (1948). Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта. Землеведение. Москов. общ. испыт. природы, нов. сер., II (42). — Тюлина Л. Н. (1949). Очерк растительности Баргузинского заповедника. Научно-методические записи Главного управления по заповедникам, 12. — Тюлина Л. Н. (1954). Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геоботаника, 9. — Тюлина Л. Н. (1967). О типах поясности растительности на западном и восточном побережьях северного Байкала. В кн.: Геоботанические исследования на Байкале.

Институт естественных наук БФ СО АН СССР, Улан-Удэ.

Получено 10 IV 1975.

УДК 581.9 (476.4+476.5)

Ю. Д. Гусев

АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ, НОВЫЕ ДЛЯ ВИТЕБСКОЙ И МОГИЛЕВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

YU. D. GUSEV. ADVENTIVE PLANTS NEW FOR VITEBSK AND MOHILEV REGIONS

5—10 VIII 1975 я обследовал рудеральную флору в Витебской области и в Могилеве. В ходе работы были найдены виды растений, не указанные для Витебской и Могилевской областей (а иногда и вообще для Белоруссии) во «Флоре БССР» (1949—1959) и в «Определителе растений Белоруссии» (1967) или указанные только в культуре. Все они являются здесь адвентивными видами, занесенными человеком непреднамеренно, или ускользающими из культуры.

Виды, новые для Витебской области

Amaranthus blitoides S. Wats. — растения, начавшие плодоносить, найдены на ж.-д. путях станций Орша-Восточная (6 VIII), Витебск (7 VIII), Лиозно (8 VIII) и Полоцк (9 VIII). Во «Флоре БССР» и «Определителе растений Белоруссии» этот вид отсутствует, но позже был указан для Бреста (Брич, 1971). Не совсем типичный экземпляр с прямостоячим стеблем.

Несомненно, что *A. blitoides* проник в Белоруссию совсем недавно и продолжает быстро расселяться по железным дорогам.

Armeniaca vulgaris Lam. — вегетирующий куст высотою около 2 м найден 10 VIII в Витебске на сильно засоренном южном склоне высокой ж.-д. насыпи; двухлетний экземпляр обнаружен на ж.-д. насыпи в Лиозно.

Однолетние сеянцы наблюдались и в других местах. Очевидно, в Белоруссии, как и в других областях европейской части СССР, растения этого вида легко вырастают из семян, выброшенных пассажирами поездов. Они зимуют, но редко поднимаются выше уровня снежного покрова.

Artemisia scoparia Waldst. et Kit. — одно вегетирующее растение найдено 10 VIII на станционных ж.д. путях в Витебске. Определила Т. Г. Леонова.

Artemisia sieversiana Willd. —экземпляр первого года жизни (розетка листьев без стебля) найден 10 VIII на ж.-д. путях в Витебске. Этот не отмечавшийся в Белоруссии вид быстро движется по таежной зоне европейской части СССР с востока на запад и, возможно, в скором времени натурализуется в республике.

Chaenorrhinum minus (L.) Lange — большое количество плодоносящих и в то же время еще цветущих растений имеется на ж.-д. полотне станций Витебск, Лиозно, Замосточье и, по-видимому, многих других. Вид, быстро расселяющийся по железным дорогам.

Diplotaxis muralis (L.) DC. — плодоносящий и еще цветущий экземпляр найден 10 VIII на ж.-д. путях ст. Витебск. Значительное количество растений наблюдалось 9 VIII на ст. Сосница. Вид, довольно быстро расселяющийся по железным дорогам.

Echinocystis lobata (Michx. f.) Torr. et Gray — растения с цветками и незрелыми плодами найдены на заросшем кустами пустыре в Витебске (7 VIII), на ж.-д. насыпи в Полоцке (9 VIII), на сорных местах возле станций Фомино (9 VIII) и Орша-Восточная (6 VIII). Недавно вошедшее в моду лазящее декоративное растение, легко дичающее, обычно вблизи заборов и на кучах мусора.

Eragrostis minor Host — многие десятки плодоносящих растений имеются на ж.-д.путях станций Витебск, Лиозно и близ Орши. Ранее в Белоруссии указывался только в Полесье и только на приречных песках Днепра (Флора БССР, I, 1949). Вид, быстро расселяющийся по железным дорогам на среднем западе европейской части СССР.

Lactuca tatarica C. A. Mey. — несколько растений с цветками и незрелыми плодами найдено 6 VIII на ж.-д. полотне ст. Орша-Восточная. В Белоруссии этот вид указывался только в Минске (Определитель растений Белоруссии, 1967).

Senecio viscosus L. — многочисленные цветущие растения наблюдались на ж.-д. путях станций Орша (Центральная), Витебск, Шумилино и некоторых других. Вид, чрезвычайно быстро расселяющийся по ж.-д. путям с запада на восток. Местами уже преобладает над *S. vulgaris* L.

Sisymbrium volgense Bieb. ex E. Fourn. — одно отцветающее растение с незрелыми плодами найдено 6 VIII на ж.-д. насыпи у ст. Орша-Восточная. Этот вид, по-видимому, только начинает проникать в Белоруссию (здесь он ранее не указывался) из РСФСР, где он в последнее время сильно распространился по железным дорогам.

Xanthium riparium Itzigs. et Hertsch emend. Lasch — несколько отцветающих растений с незрелыми плодами найдено 6 VIII на ж.-д. насыпи у ст. Орша-Восточная; в Витебске в большом количестве растет в долине Зап. Двины (выше уровня весеннего затопления), где, несомненно, натурализовался.

Виды, новые для Могилевской области

Amaranthus albus L. — цветущий экземпляр найден 5 VIII на станционных ж.-д. путях в Могилеве. Несомненно, встречается и в других местах области.

Amaranthus blitoides S. Wats. — несколько экземпляров, начавших плодоносить, найдены 7 VIII на ж.-д. путях ст. Могилев.

Кроме того, следует упомянуть о нахождении двух видов, ранее для Могилевской области указывавшихся, но в последнее время забытых.

Rumex confertus Willd. — обычное растение на ж.-д. насыпях в Витебской и Могилевской областях. Однако во «Флоре БССР», II (1949 : 140)

сообщено, что этот вид встречается «нечасто по всей республике», а позже, в «Определителе растений Белоруссии» (1967 : 235), он для Витебской и Могилевской областей не указан.

Senecio viscosus L. — цветущие растения найдены 5 VIII на ж.-д. путях ст. Могилев и вблизи нее. Этот адвентивный в республике вид был указан для Могилевской области в «Определителе высших растений европейской части СССР» С. С. Станкова и В. И. Талиева (1957 : 398), но позже во «Флоре БССР» (1949—1959) и «Определителе растений Белоруссии» (1967) отмечен только для западной Белоруссии.

Виды, указывавшиеся в Витебской и Могилевской областях только в культуре

На рудеральных местах в рассматриваемых областях встречаются цветущие и плодоносящие растения следующих видов, указывавшихся здесь только в культуре.

Acer negundo L. — дикорастущие молодые растения этого вида, выросшие из семян деревьев, культивируемых в большом количестве в декоративных и защитных насаждениях, встречаются на ж.-д. насыпях, пустырях, свалках, и обочинах дорог во всех обследованных пунктах. Некоторые экземпляры самосева уже плодоносят. В дальнейшем следует ожидать значительного увеличения количества дикорастущих деревьев этого вида в Белоруссии.

Calendula officinalis L. — цветущие и плодоносящие растения довольно обычны на свалках и иногда встречаются на ж.-д. путях станций Орша, Витебск и др. Одичавшие экземпляры способны давать самосев.

Cosmos bipinnatus Cav. — цветущие и плодоносящие растения часто встречаются на пустырях, свалках, обочинах дорог, ж.-д. полотне. Семена, как и у предыдущего вида, завозятся с грузами и заносятся из цветников с садовым мусором.

Lycopersicon esculentum Mill. — одиночные растения (реже группы их) с цветками и плодами часто можно видеть на ж.-д. путях станций, на свалках и во дворах в Могилеве, Орше, Витебске и др. Семена этих растений (вне культуры) не вызревают, и все они обязаны здесь своим появлением ежегодному заносу.

Robinia pseudoacacia L. — куст около 4 м высоты с незрелыми плодами и несколько кустов поменьше найдены в Могилеве на краю оврага. Часто культивируется и, очевидно, иногда дает самосев.

Rosa rugosa Thunb. — низкие отцветающие кусты встречены на ж.-д. путях и насыпях ст. Лычковского; молодой куст растет на ст. Шахи; на ст. Бычиха я видел более десятка отцветающих и вегетирующих кустов. По-видимому, встречается вдоль железных дорог нередко вследствие распространения семян из декоративных насаждений птицами и людьми.

ЛИТЕРАТУРА

Б р и ч В. Л. (1971). О флоре Брестской области. В кн.: Ботаника, исследования, 13. — О п р е д е л и т е л ь растений Белоруссии. (1967). — С т а н к о в С. С., В. И. Т а л и е в. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. 2-е изд. — Ф л о р а БССР. (1949—1959). I—V.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IX 1975.

УДК 581.543 : 581.3 : 633.2/.3 (213.5+213.1)

И. С. Белюченко

ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ ТРОПИКОВ И СУБТРОПИКОВ

I. S. BELYUCHENKO. THE STUDY OF SEASONAL DEVELOPMENT OF SOME FORAGE PLANTS OF TROPICS AND SUBTROPICS

На основе наблюдений в стационарных условиях на Кубе и в СССР (Абхазия) составлены схемы ритмики сезонного развития основных кормовых растений тропиков и субтропиков. Выделены ритмогруппы растений по характеру формирования листовой поверхности, размещения почек возобновления в период неблагоприятных условий, ритма прохождения вегетативной и генеративной фаз. Анализируется влияние экологических условий (увлажнение и удобрение) на ритмы развития основных кормовых растений.

Большинство кормовых растений тропиков и субтропиков отличается ритмичным характером развития в течение года. Особенно четко проявляется ритмичность сезонного развития у злаков и бобовых в аридных и муссонных областях тропиков и субтропиков (Bews, 1929; Scott, 1956; Oakes и др., 1959; Kemp, 1961; Johnson и др., 1967; Kerridge, Skerman, 1968; Oakes, 1968; Winkworth, 1969).

Познание сезонного развития видов растений в тропиках и субтропиках имеет большое теоретическое и практическое значение, однако это явление еще далеко не изучено (Haggar, 1966; Bogdan, Mwakha, 1970; Field, 1970; Colman, 1972). Сезонность в развитии растений проявляется в характере побегообразования и в формировании биомассы (урожая) и обусловлена различными факторами (Davidson, 1969; Shankarnarayan и др., 1969).

Ритмичность циклов годичного развития многих видов растений вызывается рядом экологических факторов (температура, влажность, свет и т. д.) и связана с переходами от активного к замедленному росту или к его полному прекращению. Среди тропических пастбищных растений можно выделить виды, прекращающие вегетацию в определенные периоды года, и виды с сезонной периодичностью в формировании отдельных типов побегов. Литературные сведения по этому вопросу о злаках и бобовых тропиков весьма ограничены (Winkworth, 1969).

В настоящей статье обобщены наши наблюдения в стационарных условиях над развитием основных видов кормовых растений тропиков и субтропиков. Исследования проводились на Кубе, в провинциях Гавана и Матансас, и в СССР, в Абхазии, в районе г. Сухуми на опытной станции Всесоюзного института растениеводства.

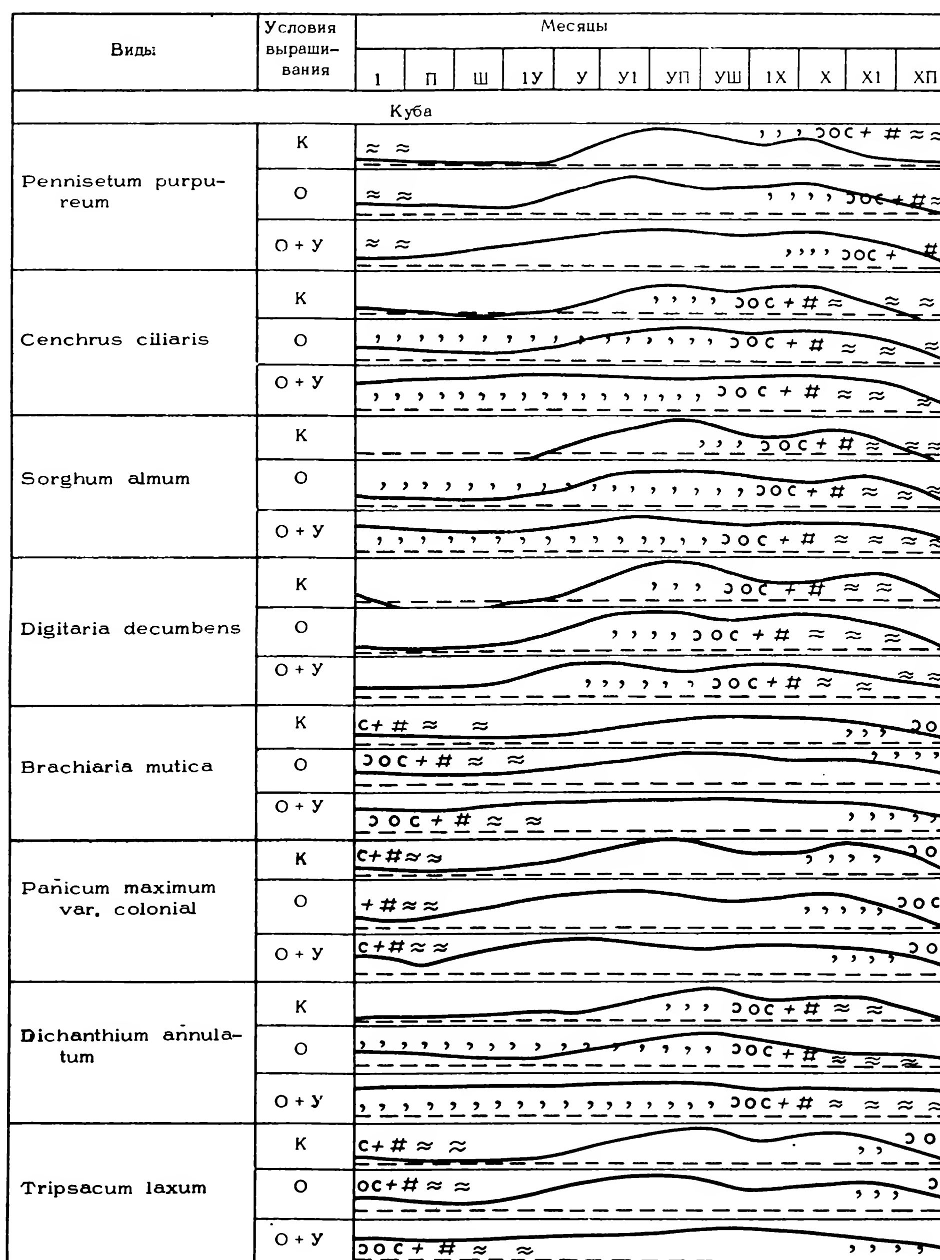
Куба расположена на 500—700 км южнее северной границы тропического пояса. Особенности климата страны определяются ее местоположением, влиянием теплых течений, омывающих остров, сезонностью в направлении ветров и т. д. Климат влажный и жаркий с ясно выраженной сезонностью влажного и сухого периодов. Среднегодовая сумма осадков в провинциях Гавана и Матансас 1450—1550 мм. Осадки выпадают с мая (реже с апреля) по октябрь; во влажный период выпадает до 85% годовой нормы. Среднемесячная температура влажного периода 26—27, сухого — 24.6°. Сумма температур выше 10° достигает за год около 10 000. Это более чем в 2 раза больше, чем в Абхазии. Почвы — красные ферралитно-кальциевые.

Субтропический климат Абхазии определяется ее физико-географическими условиями. Среднее годовое количество осадков составляет 1320 мм (основная часть их выпадает зимой, весной и в конце лета). Температура воздуха летом нередко превышает 30°, а зимой падает до —6° и ниже. Почвы аллювиальные и перегнойно-карбонатные.

При проведении наблюдений за развитием растений на сеяных участках стационара и на участках естественного пастбища на Кубе и в СССР за основу мы приняли методику И. Г. Серебрякова (1954).

ТАБЛИЦА 1

Ритм сезонного развития основных кормовых растений в условиях тропиков (Куба) и субтропиков (Абхазия).



Как показывают наши наблюдения (табл. 1), сезонность в развитии разных видов на сеяных пастбищах проявляется неодинаково и в значительной степени зависит от климатических условий и агротехники (увлажнение и удобрение). Так, например, обеспечение растений водой в течение сухого сезона совершенно меняет аспект травостоя.

У большинства злаков, как правило, кривая, отражающая формирование удлиненных вегетативных и генеративных побегов, характеризуется двумя вершинами: первый подъем ее наблюдается поздней весной и в первой половине лета, а второй — в конце лета и начале осени, что связано с режимом осадков. Орошение в течение лета сглаживает дву-

<table>
<tr><th rowspan="2">Виды</th><th rowspan="2">Условия выращивания</th><th colspan="12">Месяцы</th></tr>
<tr><th>I</th><th>II</th><th>III</th><th>IV</th><th>V</th><th>VI</th><th>VII</th><th>VIII</th><th>IX</th><th>X</th><th>XI</th><th>XII</th></tr>
<tr><td rowspan="3">Cynodon dactylon</td><td>К</td><td colspan="12">, , , , , ɔ o c + # ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>О</td><td colspan="12">, , , , , , , , , , , , , ɔ o c + # ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>О + У</td><td colspan="12">, , , , , , , , , , , , , , ɔ o c + # ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Sorghum halepense</td><td>К</td><td colspan="12">≈ , , , , ɔ o c + # ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Panicum maximum</td><td>К</td><td colspan="12">, , , , , , , , ɔ o c + # ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Eragrostis curvula</td><td>К</td><td colspan="12">+ # ≈ ≈ , , , ɔ o c</td></tr>
<tr><td>Paspalum notatum</td><td>К</td><td colspan="12">, , , ɔ o c + # ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>P. dilatatum</td><td>К</td><td colspan="12">, , , , ɔ o c + # ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Hyparrhenia rufa</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ , , , ɔ o c + # ≈</td></tr>
<tr><td>Setaria sphacelata</td><td>К</td><td colspan="12"># ≈ ≈ , , , ɔ o c +</td></tr>
<tr><td>Cynodon plectostachyus</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Chloris gayana</td><td>К</td><td colspan="12">≈ , , , , , , , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Melinis minutiflora</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Pueraria phaseoloides</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ , , , ɔ o c + # ≈</td></tr>
<tr><td>P. thumbergiana</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Centrosema pubescens</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Clitoria ternatea</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ ≈ , , , ɔ o c + # ≈</td></tr>
<tr><td>Glycine wightii</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td>Stylosanthes gracilis</td><td>К</td><td colspan="12">≈ ≈ ≈ , , , ɔ o c + #</td></tr>
<tr><td colspan="14">СССР (Абхазия)</td></tr>
<tr><td>Paspalum dilatatum</td><td>П</td><td colspan="12">, , , ɔ + o + c + # ≈</td></tr>
<tr><td>-"-</td><td>Т</td><td colspan="12">, , , , ɔ + o + c + # ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Sorghum halepense</td><td>П</td><td colspan="12">, , , ɔ o c + # ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>-"-</td><td>Т</td><td colspan="12">, , , , ɔ o c + # ≈ ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Cynodon dactylon</td><td>П</td><td colspan="12">, , , ɔ o c + # ≈ ≈ ≈</td></tr>
<tr><td>Pueraria thumbergiana</td><td>П</td><td colspan="12">, , , , ɔ o c</td></tr>
</table>

Примечание: Условные обозначения:

- – – – – образование листьев,
- ——— – образование удлиненных побегов,
- , , , – образование генеративных органов,
- ɔ o c – начало-конец цветения,
- + # ≈ – начало-конец плодоношения;

К – контроль,
О – орошение,
У – удобрение,
П – поле,
Т – теплица.

вершинность кривой вегетации. Внесение удобрений ранней весной и поздней осенью удлиняет период появления надземных органов растений.

Продолжительность вегетации и периода покоя у растений разных видов в течение года неодинакова, по-разному меняется под влиянием орошения и удобрения и связана с характером их покоя (Bowden, 1964; Ludlow, Wilson, 1970б).

В своих наблюдениях за сезонностью развития кормовых растений основное внимание мы обращали на особенности формирования листовой поверхности, размещение почек возобновления, ритмику вегетации и цветения.

Формирование листовой поверхности. На неорошаемых участках все изученные виды в условиях Кубы по динамике развития листьев можно объединить в следующие ритмогруппы.

1. Листовая поверхность формируется в течение всего года (весной, летом и осенью развиваются мощные травостои, а зимой остаются изреженные низкорослые побеги). Сюда относятся корневищные и корневищно-столоновидные злаки с мощной корневой системой и большой массой запасающих органов (*Pennisetum purpureum*, *Tripsacum laxum*, *Cynodon dactylon*), а также стелющиеся бобовые многолетники (*Pueraria phaseoloides*, *Centrosema pubescens*) (табл. 1).

2. Листовая поверхность формируется в течение благоприятного для вегетации периода года. Зимой (в сухой сезон) розетки листьев появляются при выпадении 25—30 мм осадков в месяц. К этой группе относятся корневищно-рыхлодерновинные злаки, уступающие по мощности злакам первой группы (*Panicum maximum*, *Setaria sphacelata*, *Hyparrhenia rufa*), а также стелющиеся короткостебельные бобовые (*Glycine wightii*, *Clitoria ternatea* и др.) (табл. 1).

3. Листовая поверхность образуется в ранневесенне-летний период. Это рыхло- и плотнодерновинные злаки (*Digitaria decumbens*, *Brachiaria mutica*, *Melinis minutiflora*, *Eragrostis curvula*) (табл. 1).

Как видно из табл. 1, большинство видов злаков и бобовых при орошении и удобрении изменяют продолжительность вегетации и ритмику развития. Анализ ритмогрупп по характеру формирования листовой поверхности злаков и бобовых в условиях переменно-влажных тропиков Кубы показывает, что на неорошаемых участках между разными видами проявляются большие различия, которые, очевидно, обусловлены их происхождением и последующей эволюцией. Орошение и удобрения заметно изменяют ход развития этих растений в течение года, хотя многие из них даже в этих условиях в сухой период года формируют только укороченные побеги.

Размещение почек возобновления. Наблюдения за характером размещения почек возобновления в период неблагоприятных условий показали, что между разными видами в этом отношении имеются большие различия (табл. 1).

Все изученные злаки в условиях Кубы по данному показателю можно разделить на следующие группы.

1. Почки возобновления находятся у поверхности или близко к поверхности почвы (приземные почки удлиненных вегетативных побегов, почки зоны кущения и «луковицы»[1] столонов). Они защищены от высыхания большой массой листьев и специализированными почечными чешуями. Сюда относятся рыхлодерновинные розеткообразующие (некоторые формы *Chloris gayana*) и плотнодерновинные злаки (*Eragrostis* spp.).

2. Почки возобновления расположены неглубоко в почве (почки корневищ и зоны кущения) и на поверхности (столоновидные побеги) и защищены от высыхания укороченными листовыми пластинками. В эту группу входят корневищно-столоновидные (*Cynodon dactylon*), рыхлодерново-винно-столоновидные (*Brachiaria mutica*, *Digitaria decumbens*) и корневищно-рыхлодерновинные (*Panicum maximum*, *Hyparrhenia rufa* и др.) виды (табл. 1).

3. Почки возобновления находятся довольно глубоко в почве (на корневищах и в зоне кущения). К этой группе относятся длиннокорневищные злаки (*Pennisetum purpureum*, *Sorghum almum*, *S. halepense* и др.).

Бобовые мы делим на две группы.

---

[1] «Луковицы» — образования в пазухах столонов, представляющих собою стебель с укороченными междоузлиями и с одной апикальной и двумя-тремя боковыми почками.

1. Почки возобновления находятся в почве (корневища, зоны кущения), а также в пазухах листьев сохранившихся надземных побегов (*Pueraria* spp.).

2. Почки возобновления размещены на главном побеге над поверхностью почвы или на уровне ее и прикрыты массой листьев и побегов (*Clitoria ternatea*, *Centrosema pubescens*, *Glycine wightii* и др.) (табл. 1).

Наши данные показывают, что отчетливой специализацией органов вегетативного возобновления характеризуются растения, происходящие из полуаридных и аридных областей тропиков и субтропиков (там, где годовое количество осадков составляет от 20 до 900 мм). Длительный период, неблагоприятный для вегетации, способствовал выработке у растений специализированных органов возобновления, таких как «луковицы» на столонах у злаков.

Ритмичность прохождения вегетативной и генеративной фаз. Вегетативная фаза начинается довольно рано. В условиях Кубы у всех видов, характеризующихся поверхностным размещением почек возобновления, она начинается с выпадением весенних осадков (табл. 1). Например, при месячном количестве осадков от 40 до 80 мм в апреле в 1963 и 1964 гг. наблюдалось отрастание побегов у *Dichanthium annulatum*, *Eragrostis curvula*, *Chloris gayana* и др. Максимальное развитие вегетативных органов у многих видов наблюдается через 30—40 дней после начала выпадения ливневых дождей. Максимум кривой накопления биомассы совпадает с вступлением растений в генеративную фазу.

Переход из одной фазы в другую протекает не у всех растений одинаково. По ритмам вегетации и цветения изученные растения в условиях Кубы (табл. 1) можно разделить на следующие ритмогруппы.

1. Растения осеннего цветения. Генеративные органы образуются в конце влажного и в начале сухого сезонов. Генеративный период длится с сентября до января—февраля. Сюда относятся высокорослые корневищные тропические злаки (*Pennisetum purpureum*, *Tripsacum laxum*), рыхлодерновинные безрозеточные злаки (*Melinis minuliflora*), а также все стелющиеся длинностебельные бобовые растения. Эта группа растений характеризуется резко выраженной короткодневной реакцией (11—12 час.)

2. Растения полуосеннего цветения. Формирование основной массы генеративных побегов и максимум цветения приходятся на осенний период. В эту группу входят растения, происхождение которых связано с переменно-влажными тропиками Африки и Азии, где длина дня не превышает 13.5 часа (*Panicum maximum*, *Hyparrhenia rufa*, *Dichanthium annulatum* и др.).

3. Растения весенне-летнего цветения. Родиной видов *Digitaria*, в основном составляющих эту группу, являются районы Южной Африки с летними осадками и летним периодом развития растений. Генеративные органы формируются в течение всего периода активной вегетации поздней весной и летом. Образование соцветий у растений этой группы происходит тогда, когда длина светового дня превышает 12 час.

4. Растения круглогодичного цветения. К ним относятся в основном *Andropogon* spp. и *Axonopus* spp., способные формировать генеративные органы в течение всего года. К этой группе можно отнести также малолетники из бобовых (*Canavalia ensiformis*, *Stylosanthes gracilis*).

Орошение и удобрение существенно изменяют продолжительность вегетационного периода ряда видов и интенсивность их побегообразования, но на продолжительность периода цветения почти не влияют; однако в связи с изменением продолжительности вегетации, например под влиянием удобрения, соотношение периодов вегетации и цветения существенно меняется (табл. 1).

Среди кормовых растений тропического пояса следует отметить быструю смену фенологических фаз у одних видов (*Digitaria decumbens*, *Chloris gayana* и др.) и очень медленную у других (*Pennisetum purpureum*, *Tripsacum laxum*), что обусловлено их эволюцией и адаптацией к определенным природно-климатическим условиям. Например, высокорослые ра-

стения, такие как *Pennisetum purpureum*, *Tripsacum laxum*, *Panicum maximum* (var. *colonial*) и другие, обитают на границах влажных тропических лесов под пологом деревьев. Возможно, что их формирование происходило именно в таких условиях при обостренной конкуренции в ценозах, в первую очередь за свет. Во влажный период, когда все компоненты сообщества имеют благоприятные условия развития, злаки находятся в вегетативной, наиболее конкурентоспособной фазе. Их побеги тянутся к свету, чтобы подняться над пологом кустарников и лиан. Этот период в жизни злаков характеризуется формированием и быстрым ростом вегетативных удлиненных побегов (у *Pennisetum purpureum* они достигают 6 м). С наступлением сухого периода, когда деревья и кустарники начинают сбрасывать (частично или полностью) листья и конкуренция за свет ослабляется, эти виды формируют соцветия и образуют семена. Ход их вегетативного развития и цветения подчиняется ритмике жизни биоценоза. В таких условиях формировались многие виды *Pennisetum*, *Panicum*, *Tripsacum*, сохранив свойственную им ранее ритмичность в развитии и при перенесении их в культуру.

Виды растений, которые возникли в саваннах, главным образом коренных, с отчетливо выраженной сменой сухого и влажного периодов, отличаются быстрым развитием и ускоренным переходом к цветению (*Digitaria decumbens*, *Chloris gayana*, *Cenahrus ciliaris*, *Eragrostis curvula* и т. д.).

При перенесении растений разных видов в одинаковые условия влажности и питания (орошение и удобрение) у большинства видов меняется продолжительность периодов вегетации и покоя, но не ритмика смены феноаспектов. Растения чутко реагируют на изменения условий (особенно в летний период) повышением или понижением продуктивности, изменением интенсивности формирования побегов и т. д. В сухой сезон большинство кормовых растений переходит в состояние вынужденного покоя или полупокоя.

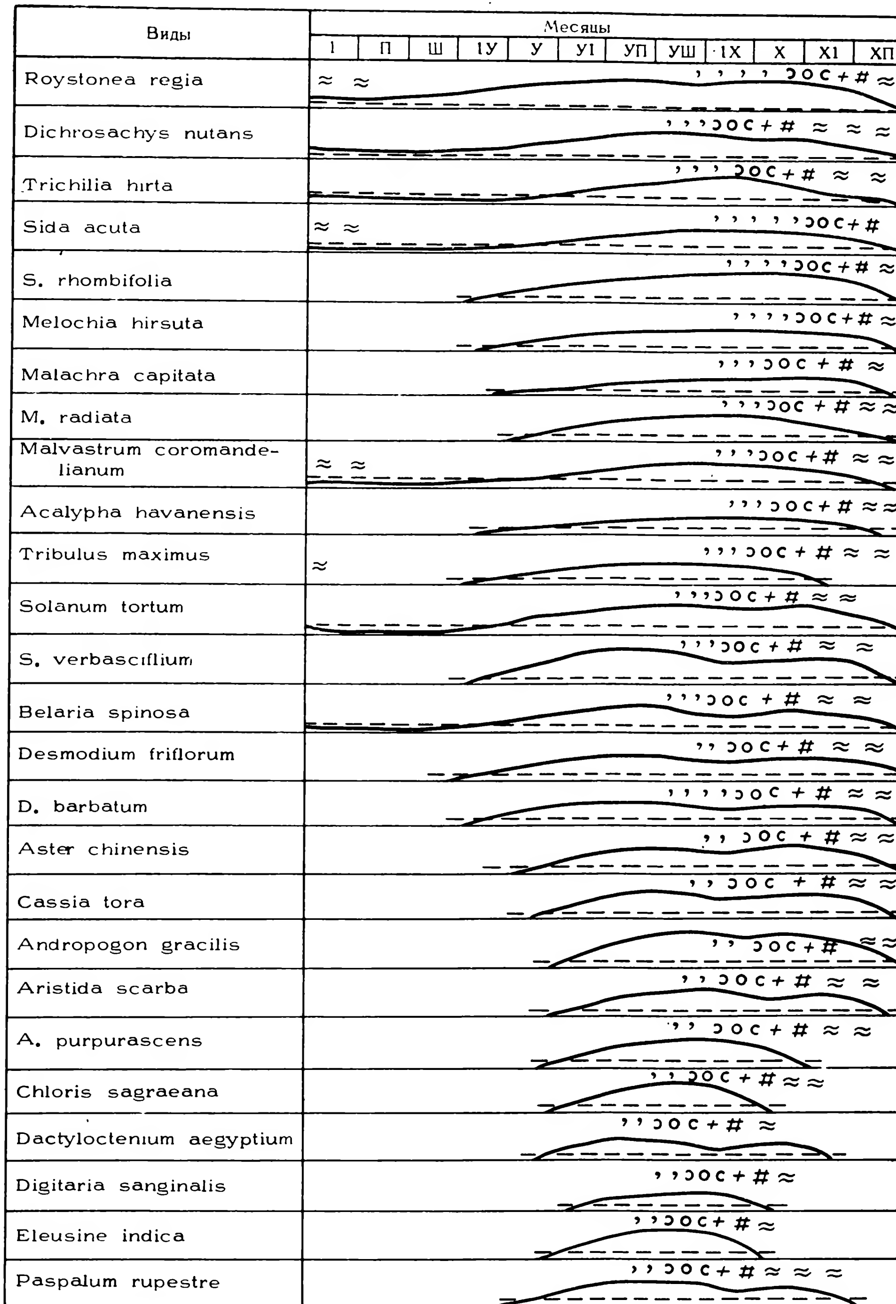
Покой и полупокой. В период покоя растения не образуют новых органов, но в почках возобновления проходят процессы органообразования. При улучшении условий питания и влажности все виды в период пребывания в состоянии покоя (*Digitaria decumbens*, *Brachiaria mutica* и др.) на Кубе образуют розетку листьев и формируют надземную массу, состоящую в основном из укороченных побегов.

Ряду видов свойствен полупокой, возникающий при недостатке увлажненности или питания. При этом снижается продуктивность, уменьшается листовая поверхность, подсыхают листья, отмирает часть побегов. Полупокой в условиях Кубы отчетливо проявляется у ряда низкорослых растений, происходящих из аридных и полуаридных областей, в летний засушливый период (июль—начало августа) и в зимний сухой (декабрь—апрель), когда резко снижается количество осадков. Основной причиной полупокоя является недостаток влаги и доступного для растений азота.

Глубокий покой у кормовых растений тропиков практически отсутствует, однако определенный период покоя, очевидно, нужен большинству видов. Это подтверждается тем, что рост растений таких видов с наступлением благоприятных условий вегетации после определенного периода покоя происходит более активно, чем если он прерывается (например, внесением высоких доз азота и орошением). Интенсивный рост и развитие в течение всего года у многих видов приводят к быстрому отмиранию особей. На пастбищах в производственных условиях это ведет к ослаблению конкурентоспособности вида, что нам приходилось констатировать при обследовании на Кубе массивов *Digitaria decumbens* и *Panicum maximum*. В Абхазии субтропические кормовые растения характеризуются отчетливой ритмичностью в формировании надземной массы, что обусловлено главным образом температурным режимом. Максимум биомассы многие виды формируют в июле-августе при высокой температуре и влажности. Выращивание *Paspalum dilatatum* и *Sorghum halepense* без допол-

ТАБЛИЦА 2

Ритм сезонного развития растений естественного пастбища в провинции Гавана на Кубе



Примечание. Обозначения те же, что на табл. 1.

нительного освещения в теплицах, где температура воздуха в весенние месяцы в среднем на 5—7° выше, чем в поле, и меньше колеблется, создает благоприятные условия для формирования генеративных побегов уже в мае (на 1—1.5 месяца раньше, чем в природных условиях). Осенью субтропические виды в теплицах по сравнению с полевыми условиями Абхазии вегетируют примерно на месяц дольше. Зимой в период пониженной температуры субтропические виды переходят в состояние покоя. Почки возобновления у них находятся довольно глубоко в почве (главным образом на корневищах).

Развитие растений на Кубе в природных условиях (табл. 2) заметно отличается от их развития в одновидовых посевах, что связано с конкуренцией за влагу, свет и элементы питания. Зависимость развития растений в многовидовых сообществах от количества осадков значительно сильнее, чем в одновидовых посевах.

По динамике развития листового аппарата и соотношению периодов вегетации и покоя в изученном сообществе можно выделить следующие ритмогруппы.

1. Поздневесенние и раннелетнезеленые с продолжительным покоем в течение осени и зимы. Сюда входят в основном однолетние злаки с продолжительностью вегетации 3—4 месяца.

2. Летне-осеннезеленые с периодом покоя в течение зимы и весны. К этой группе относятся многолетники. Они характеризуются усыханием листьев зимой и отсутствием видимого роста в весенний период. Максимум цветения отмечается ранним летом и осенью.

Как показывают наши наблюдения, многие пастбищные растения тропиков имеют ярко выраженную ритмику сезонного развития. Так, отдельные клоны *Pennisetum purpureum*, многие виды *Digitaria*, *Panicum* в сухой период года, примерно в течение 3—5 месяцев, даже в условиях орошения и обильной азотной подкормки замедляют рост и резко снижают продуктивность. Наши наблюдения подтверждают данные ряда авторов (Kemp, 1961; Guzman, 1967; Johnson и др., 1967; Medina и др., 1968; Haggar, 1970). Например, у *Digitaria* spp., *Setaria* spp. и других видов после бурного весенне-осеннего роста и цветения в сухой сезон (декабрь—март) удлиненные побеги засыхают и растения сохраняются в виде укороченных корневищ с розетками прикорневых листьев.

В развитии пастбищных растений тропиков следует различать полупокой, вызванный сильной засухой и недостатком влаги, и покой, обусловленный целым комплексом факторов. В последнем случае состояние покоя полностью не нарушается даже при благоприятных условиях влажности и питания. В наших опытах на Кубе с *Digitaria decumbens* в 1962—1964 гг. при обильном удобрении NPK и орошении в сухой сезон урожай надземной массы был на 36—62% меньше, чем во влажный летний период (табл. 3).

Как свидетельствуют данные табл. 3, *Cenchrus ciliaris* на орошаемом и удобряемом участке в сухой период сравнительно мало снижал урожай по сравнению с летним периодом. В таких же условиях (удобрения вносили после каждых двух укосов в дозе 2 ц/га в соотношении N : P : K = = 20 : 5 : 5) *Digitaria decumbens* заметно снижал продуктивность, хотя удобрения в известной мере выравнивали кривую его урожаев в течение

ТАБЛИЦА 3

Влияние удобрений на продуктивность надземной массы *Digitaria decumbens* и *Cenchrus ciliaris* по сезонам года

Вид	Показатели	Даты укосов							
		1963 г.				1964 г.			
		15 VII	30 VIII	15 X	30 XI	15 I	30 II	15 IV	30 V
D. decumbens	Урожай, т/га	12.5 / 42.1	10.2 / 41.2	11.0 / 39.1	9.7 / 34.4	3.9 / 26.9	2.1 / 17.2	1.8 / 16.0	4.6 / 25.6
	Прирост, кг/га в сутки	278 / 935	227 / 916	245 / 869	215 / 771	87 / 601	47 / 383	40 / 355	77 / 570
	В % к максимальному	100	98	93	82	64	41	38	61
C. ciliaris	В % к максимальному	100	94	91	84	89	88	90	93

Примечание. Числитель — участки с орошением, знаменатель — с орошением и удобрением; в процентах приведены данные для орошаемых и удобренных участков.

года. Если на удобренных участках минимальный урожай составлял 38% от максимального, то на участке без удобрения — только 14%. В зимний период урожай был образован в основном вегетативными укороченными (до 60%) побегами, а в летне-осенний период от 20 до 48% урожая составляли генеративные побеги. Наши выводы согласуются с результатами исследований, проведенных на пастбищах с травостоем из *Digitaria decumbens* и *Pennisetum purpureum* на Кубе (Guzman, 1967; Medina и др., 1968), *Panicum maximum* в Гондурасе (Kemp, 1961), *Andropogon gayanus* в Нигерии (Haggar, 1970) и т. д.

На рост и развитие *Digitaria decumbens* большое влияние оказывают изменения температуры. Так, по нашим наблюдениям на Кубе повышение температуры в нижних слоях почвы и понижение в верхних в сухой период совпадают с задержкой роста и развития растений, а ее изменение в противоположном направлении — с усилением роста и развития (Белюченко, 1969). На роль температуры в развитии травянистых растений в условиях тропиков указывают также многие исследователи (Singh, Chatterjee, 1965; Ludlow, Wilson, 1970a; Hendy, 1971; Colman, 1972). Например Гусман (Guzman, 1967), основываясь на данных своих опытов и наблюдений, сделал вывод, что урожай различных сортов *P. purpureum* зависит в основном от температуры и влажности воздуха: во влажный и жаркий период (май—октябрь) продуктивность растений высокая, в сухой (ноябрь—апрель) она снижалась в 4—5 раз. Однако при очевидной зависимости продуктивности отдельных кормовых растений тропиков от температурных колебаний не следует исключать также определенной связи между развитием отдельных видов и радиационным режимом в разные сезоны года.

Вопросы, связанные с состоянием покоя у кормовых растений в условиях муссонных тропиков, представляют значительный интерес. В покоящемся состоянии находятся не только вегетативные части растения (почки возобновления, корневища), но и семена. Продолжительный покой имеют семена *Cenchrus*, *Panicum* и других видов. Прервать покой семян многих злаков и бобовых можно химическими агентами (например, раствором серной кислоты), а иногда механическим разрушением их оболочки (Baskin и др., 1967).

Некоторые злаки не обладают сезонностью развития и растут в течение всего года, если имеются условия для их вегетации (Bowden, 1964; Rethmann, Booysen, 1968). В качестве примера можно привести виды *Hyparrhenia*, *Andropogon*, *Heteropogon* и др.

С наступлением благоприятных условий (начало влажного сезона) отрастание растений идет по-разному. Виды с выраженным периодом покоя отрастают быстро, и некоторые из них довольно рано начинают формировать вегетативные удлиненные, а затем и генеративные побеги. Виды, которым не свойственна сезонность развития, развиваются более или менее равномерно в течение всего года. Отрастание растений с наступлением

ТАБЛИЦА 4

Структура урожая двух тропических злаков в разные сезоны на Кубе (% сухого вещества); 1970 г.

Типы побегов	Влажный сезон		Сухой сезон	
	Panicum maximum	*Dichanthium annulatum*	*Panicum maximum*	*Dichanthium annulatum*
Генеративные	26	25	9	29
Скрытогенеративные	6	1	1	1
Вегетативные:				
удлиненные	38	67	32	61
укороченные	24	1	57	1
Надземные боковые	6	6	1	8

влажного периода происходит за счет возобновления роста укороченных побегов и развития новых побегов из почек возобновления. Увеличение надземной массы также связано с ростом уже имеющихся побегов и возникновением новых.

Во влажный период рост и развитие многолетних пастбищных растений тропиков протекают тоже неравномерно, они характеризуются ритмичностью в нарастании надземной массы и образовании побегов.

Ритмичность в развитии кормовых растений заметно проявляется и в различиях доли разных типов побегов в урожае травостоя по сезонам (табл. 4).

Panicum maximum (интродуцированная из Коста-Рики форма), отличающаяся ритмичностью в прохождении вегетативной и генеративной фаз в течение года, во влажный сезон формирует урожай, образованный в основном укороченными и удлиненными вегетативными и генеративными побегами, тогда как в сухой сезон доля генеративных побегов резко падает. *D. annulatum* (натурализовавшаяся линия) имеет при поливе во все периоды года более или менее одинаковый по структуре урожай.

Сезонность в развитии отдельных видов характеризуется не только изменением участия разных типов побегов в травостое, но и составляющих их органов. Так, при изучении количественных показателей роста и развития побегов у *P. maximum* и *D. annulatum* были установлены существенные различия в их структуре в зависимости от сезона года. Побеги срезались в двухмесячном возрасте. Определение сухого веса проводили раздельно для каждого типа побегов, а в пределах побега — раздельно для листьев, стеблей и соцветий. Результаты сведены в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Структура побегов двух тропических злаков по сезонам вегетации на Кубе при орошении (1970 г.)

Показатели	Влажный сезон		Сухой сезон	
	Panicum maximum	*Dichanthium annulatum*	*Panicum maximum*	*Dichanthium annulatum*
Генеративный побег				
Высота, см	114	71	89	70
Сухой вес, г:				
побега	8.11	3.28	5.93	3.44
стебля	3.25	1.63	2.04	1.95
листьев	2.92	0.69	2.76	0.50
соцветия	1.94	0.96	1.13	0.99
Удлиненный вегетативный побег				
Высота, см	82	52	58	55
Сухой вес, г:				
побега	3.00	1.91	1.97	2.17
стебля	1.38	1.00	0.95	1.22
листьев	1.62	0.91	1.02	0.95
Укороченный вегетативный побег				
Сухой вес, г	2.15	0.25	0.74	0.17

Как свидетельствуют данные табл. 5, *P. maximum*, которому свойственна сезонность развития, даже в условиях орошения обнаруживает различия в структуре во влажный и сухой сезоны. Для него характерно формирование более продуктивных побегов в летний период. Между тем *D. annulatum*, у которого не выражена сезонность развития, в летние и зимние месяцы образует побеги примерно одинаковой структуры.

Значительные колебания продуктивности побегов *P. maximum* в течение года отмечены также в условиях Родезии (Barnes, Hava, 1963). Наибольшая продуктивность свойственна травостоям данного вида во влажный сезон. К аналогичному выводу пришли и другие исследователи (Crowder и др., 1961; Guzman, 1967; Medina и др., 1968).

Ритмика сезонного развития ряда кормовых растений тропиков определяет распределение их урожая по периодам года (Mears, 1970; Rees, 1972). В течение 1961—1966 гг. на Кубе в ряде хозяйств по нашей методике определялась продуктивность ряда видов в условиях орошения во влажный и сухой периоды года. На пастбищах в травостои злаков вносили тройное удобрение (NPK) в соотношении 20 : 10 : 10 (6—8ц/га), а в травостои бобовых — в соотношении 5 : 10 : 10 (4—5 ц/га). Получены следующие результаты (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Сезонный характер продуктивности тропических кормовых растений
(в тоннах сухого вещества на га)

Вид	Годовой урожай	В % по сезонам	
		влажный	сухой
Digitaria decumbens	16.1	74	26
Panicum maximum	17.8	67	33
Brachiaria mutica	19.6	66	34
Pennisetum purpureum	25.3	63	37
Hyparrhenia rufa	12.9	57	43
Dichanthium annulatum	11.5	56	44
Glycine wightii	10.1	59	41
Pueraria phaseoloides	12.6	62	38

Приведенные данные показывают, что, несмотря на оптимальные условия увлажнения (оросительная норма в месяц составляла 150—160 мм воды) и питания, продуктивность кормовых растений в сухой сезон, характеризующийся более коротким днем и понижением температуры до 18—20°, несколько ниже, чем во влажный. Особенно это характерно для *D. decumbens*, который в сухой сезон имеет преимущественно укороченные побеги, а также для *P. purpureum*, быстро проходящего вегетативный период развития, после чего у него резко снижаются интенсивность побегообразования и соответственно урожайность. Более приспособленными к условиям обоих сезонов оказались *Hyparrhenia rufa* и *Dichanthium annulatum*.

Сезонное развитие разных видов в значительной мере определяется характером их побегообразования. На этот процесс сильное влияние оказывают погодные условия, и в первую очередь условия влажности в период развития растений. Если в определенные периоды условия вегетации растений неблагоприятны (главным образом при недостатке влаги), свойственный данному виду ритм побегообразования нарушается (Langer, 1963; Taiton, Booysen, 1963; Rethmann, Booysen, 1967, 1968). Улучшение условий (равномерное обеспечение растений влагой и питательными веществами) во влажный период усиливает побегообразование, способствует повышению урожая надземной массы и изменяет общий ритм развития травостоя (Torsell и др. 1968).

Проведенный нами анализ ритмики сезонного развития ряда кормовых растений тропиков и субтропиков позволяет сделать следующие выводы.

1. Ритм сезонного развития кормовых растений тропического пояса, определяющий их продуктивность в разные сезоны года, у разных видов различен и отражает их эволюцию в определенных природно-климатических условиях. Подавляющее большинство видов характеризуется активной летней вегетацией.

2. Орошение и удобрение оказывают влияние на продолжительность отдельных периодов развития (в частности, на длительность вегетативной фазы), но не меняют в целом картины фенологических спектров.

3. Все изученные виды характеризуются одновершинной кривой интенсивности цветения. Наступление максимума цветения у разных видов обусловлено их биологическими особенностями.

4. Кормовые растения тропиков имеют продолжительный покой или полупокой. Все виды лучше растут при естественной смене периодов вегетации.

5. Установление ритмичности в развитии отдельных видов в определенной природно-климатической зоне помогает решать вопросы подбора кормовых культур в этой зоне.

В заключение автор выражает искреннюю признательность за помощь Т. И. Серебряковой.

ЛИТЕРАТУРА

Белюченко И. С. (1969). Злаковые кормовые растения тропического пояса, ч. 1. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 37, 2. — Barnes D. L., K. Hava. (1963). Effects of cutting on seasonal changes in the roots of Sabi Panicum (*Panicum maximum*). Rhodesia. J. Argicult. Res., 1, 2. — Baskin J. M., S. C. Schank, S. H. West. (1967). Studies on germination and dormancy of *Digitaria milanjiana* (Rendle) Stapf from Tropical Africa. Proc. Soil a. Crop Sci. Society of Florida, 27. — Bews J. W. (1929). The world's grasses. — Bogdan A. V., E. Mwakha. (1970). Observations on some grass/legume mixtures under grazing. East African Agricult. Forestry J., 36, 1. — Bowden B. N. (1964). Studies on *Andropogon gayanus* Kunth. J. Ecology, 52, 2. — Colman R. L. (1972). Factors affecting the response to nitrogen of temperate and tropical grasses. J. Austral. Inst. Agricult. Sci., 38, 3. — Crowder L. V., A. Michelin, A. Bastidas. (1961). Frecuencia de corte en gramineas del clima calido. Trop. Agricult., 17, 4. — Davidson R. L. (1969). Effect of root/leaf temperature differentials on root-shot rations in pasture grasses and clover. Ann. Bot., 33, 131. — Field P. (1970). Observations on the food habit of tame warthog and antelope in Uganda. East African Wild Life J., 8, 1. — Guzman J. P. (1967). Primeros datos de un estudio comparativo de variedades de yerba elefante. Memor. Anual Univercidad Las Villas, Cuba, 4. — Johnson W. L., W. A. Hardison, L. S. Castillo. (1967). The nutritive value of *Panicum maximum* (Guinea grass). 1. Yields and chemical composition related to season and herbage growth stage. J. Agricult. Sci., 69, 2. — Haggar R. J. (1966). The production of seed from *Andropogon gayanus*. Proc. Int. Seed Testing Assoc., 31. — Haggar R. J. (1970). Seasonal production of *Andropogon gayanus*. Agronomy J., 74, 3. — Hendy K. (1971). The performance of a pangolagrass/townsville Stylo pasture near Darwin. Austral. Inst. Agricult. Sci., 37, 1. — Kemp E. D. (1961). Productivity of pasture in British Honduras. Trop. Agricult., 38, Kerridge P. C., P. J. Skerman. (1968). The distribution and growth characteristics of the native legume *Psoralea eriantha* in western Queensland. Trop. Grasslands, 2, 1. — Langer R. H. (1963). Tillering in herbage grasses. Herbage Abstr., 33, 3. — Ludlow M. M., G. L. Wilson. (1970a). Growth of some tropical grasses and legumes at two temperatures. J. Austral. Inst. Agricult. Sci., 36, 1. — Ludlow M. M., G. L. Wilson. (1970б). Studies on the productivity of tropical plants. Austral. J. Agricult. Res., 21, 2. — M'ears P. T. (1970). Kikuyu — as a pasture grass. Trop. Grasslands, 4, 2. — Medina O., H. Wollner, J. L. Castillo. (1968). The effect of different levels of fertilizer N, P and K on the yield of pangola. Revta Cub. Agric., 2, 1. — Oakes A. J. (1968). Replacing Hurricane Grass in pastures of the Dry Tropics. Trop. Agricult., 45, 3. — Oakes A. J., R. M. Bond, O. Skov. (1959). Pangola grass (*Digitaria decumbens* Stent) in the United States Virgin Islands. Trop. Agricult., 36, 2. — Rees M. S. (1972). Winter and summer growth of pasture species in a high rainfall area of south eastern Queensland. Trop. Glasslands, 6, 1. — Rethmann N. F., P. Booysen. (1967). Growth and development in *Cymbopogon excavatus* tillers. South African J. Agricult. Sci., 10, 3. — Rethmann N. F., P. Booysen. (1968). Growth and development in *Heteropogon contortus* tillers. South African J. Agricult. Sci., 11, 2. — Scott I. (1956). The study of primordial buds and reaction of roots to defoliation as the basis of grassland management. Proc. 7th Int. Grassland Congr. — Shankarnarayan K. A., P. R. Sreenath, P. M. Dabadghao. (1969). Studies on the height-weight relationship of six important range grasses of Sehima-Dichanthium Zone. Ann. Arid Zone, 8, 1. — Singh R. D., B. N. Chatterjee. (1965). Tillering of perennial grasses in the tropics in India. Proc. 9th Int. Grassland Congr. — Taiton N. M., P. Booysen. (1963). The effects of management on apical bud development and seeding of *Themeda triandra* and *Tristachya hispida*. South African J. Agricult. Sci., 6, 1. — Torsell B. W. R., J. E. Beeg, C. W. Rose, G. F. Byrne. (1968). Stand morphology of Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*): Seasonal grouth and root deve-

lopment. Austral. J. Exper. Agricult. Animal Husbandry, 8, 34. — Winkworth R. E. (1969). Germination of Townsville lucerne in relation to weather at Katherine N. T. J. Austral. Inst. Agricult. Sci., 35, 3.

Университет
дружбы народов им. Патриса Лумумбы,
Москва.

Получено 29 VII 1974.

УДК 581.543.6 : 674.031.734.2

М. Г. Николаева, Д. А. Кнапе

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПОКОЯ В СЕМЕНАХ ЯБЛОНИ В ПРОЦЕССЕ СОЗРЕВАНИЯ

M. G. NIKOLAEVA, D. A. KNAPPE. DEVELOPMENT OF DORMANCY IN APPLE SEEDS DURING THE PROCESS OF MATURATION

Изучение процессов созревания семян яблони сорта Антоновка показало, что состояние покоя возникает в семенах задолго до созревания, когда только завершается рост зародыша (III фаза). Вначале покой связан главным образом с покровами, но вскоре захватывает зародыш. Для нарушения покоя незрелых семян и зародышей необходима стратификация такой же длительности, как и для зрелых.

Интенсивность дыхания (ИД) зародышей и неповрежденных семян в течение всего периода созревания снижается. Определение дыхания не выявило различий в ИД незрелых семян и зародышей, лишенных покровов, в период вхождения их в покой.

Для выяснения природы глубокого покоя семян большой интерес представляет вопрос о возникновении его в процессе созревания. К сожалению, сведений такого рода очень мало, а имеющиеся работы проведены, как правило, без учета хода созревания семени или плода. Между тем это имеет большое значение для понимания сущности вопроса.

Изучение процессов созревания семян различных видов растений, проводившееся многими авторами, свидетельствует о том, что формирование элементов плода и самого семени в общем происходит в определенной последовательности. Это позволяет выделить ряд фаз созревания, более или менее общих для разных видов, хотя число, длительность и особенности этих фаз варьируют в зависимости от специфики видов: I фаза — разрастание завязи; II фаза — энергичное формирование эндосперма и зародыша; III фаза — интенсивное отложение запасных веществ, сопровождающееся значительным увеличением сухого веса семян; наконец, IV фаза — собственно созревание. Следует заметить, что общепринятые фазы спелости семян хлебных злаков, часто распространяющиеся и на другие виды — молочная, восковая и полная, по существу далеко не охватывают всего цикла формирования семени, а касаются лишь двух последних фаз созревания.

Имеется ряд указаний, что у семян, характеризующихся неглубоким физиологическим покоем (пшеница, подсолнечник), состояние покоя возникает с наступлением зрелости (Таран, 1953, 1956; Калинин, 1959; Коренев, 1961, и др.). Данных о возникновении глубокого покоя еще меньше. При этом только М. Г. Николаева и др. (1972) исследование возникновения покоя в семенах клена татарского проводили с учетом фазы созревания. Было показано, что семена этого клена находятся в состоянии покоя уже с того момента, когда закончился рост зародыша и они приобрели стойкость к гниению. О времени возникновения покоя в семенах плодовых растений практически ничего не известно.

Процесс возникновения покоя во время созревания семян и роль покровов при этом изучались нами у яблони (*Malus domestica* Borckh.) — сорт Антоновка (Рижский р-н Латвийской ССР). Известно, что зрелым

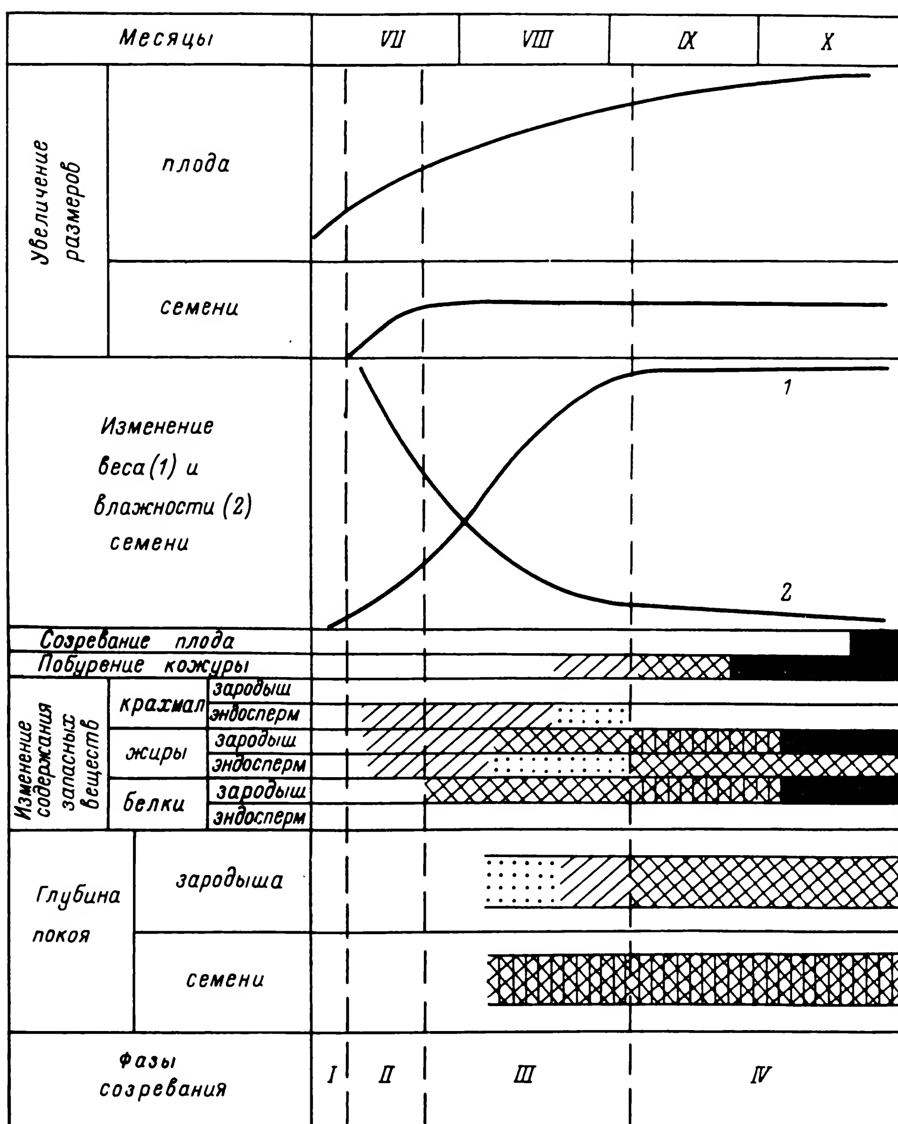


Рис. 1. Схема фаз созревания семян яблони сорта Антоновка.

Обозначения интенсивности гистохимических реакций на содержание запасных веществ и глубины покоя семян: *1* — нет, *2* — следы, *3* — слабые, *4* — умеренные, *5* — значительные, *6* — очень сильные.

семенам этого сорта свойствен типичный глубокий физиологический покой, для нарушения которого необходима трехмесячная холодная стратификация. Наблюдения проводились в течение двух лет и дали в общем согласованные результаты. Пробы брались начиная с июля каждые 1—2 недели. Свежесобранные семена ставились на проращивание при разном состоянии покровов (неповрежденные семена, семена с удаленной кожурой, но неповрежденной эндоспермальной пленкой, изолированные зародыши). Проращивание проводилось в чашках Петри по 50 штук в трех повторностях при температуре 5—6 и 18—20°. Для определения фазы созревания семян параллельно определялись размеры плода и семени, сухой вес и влажность семян, а также проводились некоторые гистохимические реакции.

Наблюдения показали, что у яблони вначале происходит только разрастание завязи (I фаза). Процесс созревания семян идет в течение следующих трех фаз (рис. 1). Во II фазу формируются и растут все части семени. Одновременно возрастает сухой вес семян и начинает снижаться их влажность. Эндосперм в это время дает реакцию на крахмал; в это же время и в эндосперме, и в зародыше начинает появляться жир. II фаза заканчивается в конце июля полной дифференциацией всех частей семени. В III фазе увеличение размеров семени практически прекращается. Продолжается увеличение сухого веса и снижение влажности, усиливается отложение запасных веществ в зародыше: увеличивается количество жиров и появляются запасные белки. Эндосперм редуцируется до пленки, состоящей из нескольких рядов клеток. Жира в ней мало, присутствие запасных белков также не обнаружено. III фаза заканчивается в начале сентября. Во время IV фазы — собственно созревания (сентябрь—конец октября) — увеличение веса и снижение влажности семян сильно замедляются и почти прекращаются по мере наступления зрелости. Кожура семян постепенно приобретает темно-бурую окраску. В семени исчезает крахмал, но интенсивно накапливаются жиры и белки. Увеличение размеров плода продолжается в течение всего периода созревания семян.

Уже опыты первого года показали, что во II фазе созревания семена, еще не достигшие своих нормальных размеров, не способны прорастать, и при попытках прорастить их в чашках Петри в ограниченно стерильных условиях при 20 или 0—3° они загнивают. В течение III фазы они постепенно приобретают стойкость, особенно на холоде, но у них возникает состояние покоя: при 20° целые семена и семена, лишенные кожуры, частично загнивают, а остальные не способны прорастать. Однако изолированные зародыши в тепле в начале III фазы довольно успешно трогались в рост, и при этом давали до 60% нормальных на вид проростков. У остальных зеленели и увеличивались семядоли, но корешок не рос. У зародышей из семян более поздних сборов наблюдалось главным образом ненормальное прорастание. Для успешного прорастания как целых семян, так и зародышей, собранных в течение III—IV фаз созревания, уже необходима холодная стратификация, которая, казалось, была более длительной, чем у зрелых семян и зародышей.

Для того чтобы установить истинную длительность холодной стратификации у семян разной степени зрелости, избежав влияния возможных колебаний температур в холодильнике, где проводилась стратификация, на втором году опытов в качестве контроля во все сроки сбора одновременно с незрелыми семенами на стратификацию ставились зрелые семена предыдущего года сбора. Незрелые и контрольные зрелые семена стратифицировали при разном состоянии покровов (рис. 2). Использование такого контроля крайне важно в случаях разновременной постановки опытов, как это имеет место при исследованиях способности к прорастанию в процессе созревания, хранения и в других случаях, когда меняются два параметра: состояние семян и время постановки опытов. В частности, в наших опытах введение такого контроля позволило установить, что наблюдаемое сокращение длительности стратификации по мере созревания семян представляет собой артефакт и является следствием меняющихся условий в холодильнике в разное время года. В действительности глубина покоя интактных семян яблони и семян с неповрежденной эндоспермальной пленкой по мере созревания существенно не меняется (рис. 2, *А*, *Б*). Однако и эти опыты показали, что в начале III фазы созревания (сбор от 6 VIII) покой семян яблони связан, по-видимому, главным образом с присутствием покровов, особенно эндоспермальной пленки. Как видно из рис. 2, *В* (вариант *1*), зародыши, лишенные покровов, начали прорастать на холоде спустя 3 недели и к концу первого месяца пребывания при 5—6° дали 50% проростков. Остальные зародыши из семян этого срока проросли только после двух с лишним месяцев стратификации. Для нарушения покоя зародышей из семян следующих

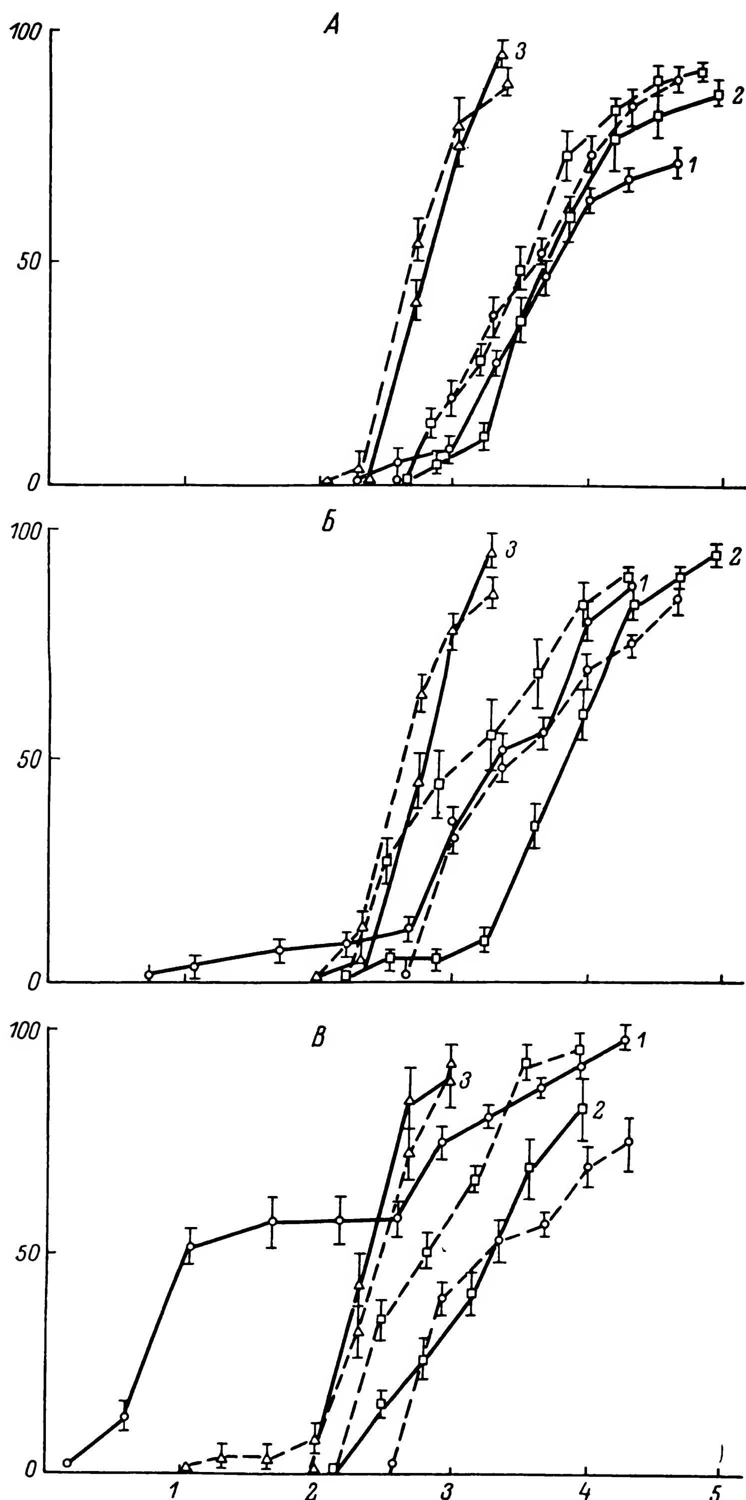


Рис. 2. Прорастание семян яблони сорта Антоновка при 0—3° в зависимости от степени зрелости и состояния покровов.

А — неповрежденные семена; *Б* — семена с удаленной кожурой, но неповрежденной эндоспермальной пленкой; *В* — изолированные зародыши. *Сплошная линия* — незрелые свежесобранные семена, *прерывистая линия* — зрелые контрольные семена. Даты сбора и начала стратификации семян: *1* — 6 VIII, *2* — 20 VIII, *3* — 27 X. *На оси абсцисс* — месяцы стратификации, *на оси ординат* — процент прорастания.

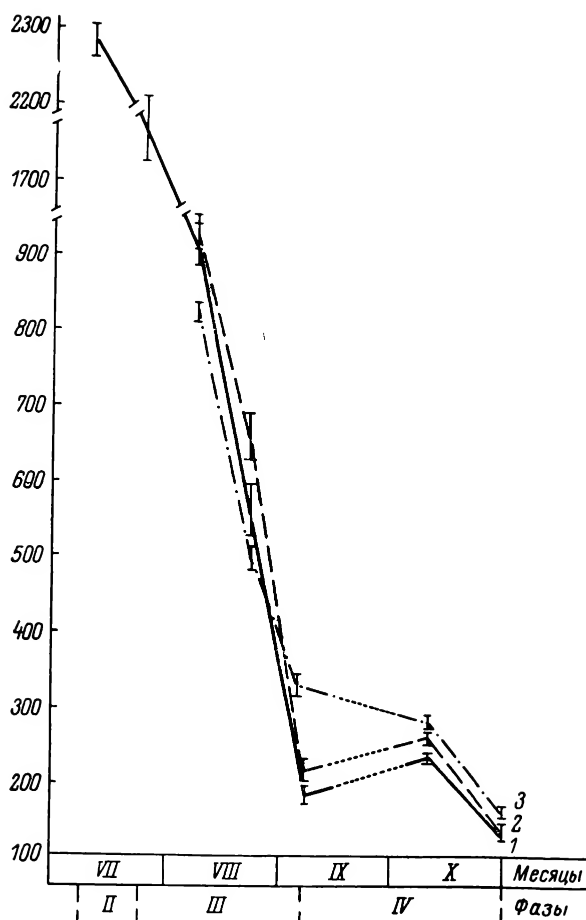


Рис. 3. ИД семян яблони сорта Антоновка во время созревания при 25° в зависимости от состояния покровов.

1 — неповрежденные семена; *2* — семена с удаленной кожурой, но неповрежденной пленкой; *3* — изолированные зародыши. *На оси абсцисс* — месяцы стратификации и фазы созревания, *на оси ординат* — мкл O_2 за 1 час на 1 г абс. сух. веса.

сборов (20 VIII — рис. 2, *В*, вариант *2*, а также 3 IX, 29 IX и 7 X) была необходима стратификация такой же длительности, как для зародышей из зрелых семян (сбор 27 X — рис. 2, *В*, вариант *3*).

Полученные данные указывают на то, что покой семян яблони вначале связан главным образом с наличием семенных покровов и только несколько позже захватывает сам зародыш. В связи с установлением значения покровов для развития в семенах состояния покоя было важно проследить влияние покровов на дыхание семян в зависимости от степени зрелости.

Интенсивность дыхания (ИД) определялась по поглощению кислорода манометрическим методом Варбурга, а дыхательный коэффициент (ДК) — прямым методом Варбурга (Семихатова, Чулановская, 1965). Пробы семян в трехкратной повторности по 50 штук каждая (1.5—2 г) помещались в сосудики на влажную фильтровальную бумагу. Отсчеты производили каждые 20 мин. в течение 2 час. Покровы снимались непосредственно перед опытом. Определение ИД и ДК проводили при 25°. ИД рассчитывали в мкл O_2 на 1 г абсолютно сухого веса.

Двухлетние наблюдения показали, что ИД семян была особенно высока в течение II фазы, по мере дальнейшего созревания происходит сильное снижение ее (табл. 1 и рис. 3). Оно отчасти объясняется происходящим во время созревания уменьшением влажности семян. Однако

прямая зависимость отсутствует. Как видно из табл. 1 (наблюдения первого года), падение влажности в семенах приостанавливается уже в середине сентября, между тем ИД продолжает снижаться весьма значительно.

ТАБЛИЦА 1

Изменение влажности и ИД зародышей яблони в процессе созревания семян

Дата сбора	Фаза	Содержание воды (% к абс. сух. весу)	ИД (мкл O_2/час/г абс. сух. веса)
16 VIII	III	170	405
24 VIII	III	117	340
30 VIII	III	100	340
12 IX	IV	79	248
25 IX	IV	79	232
5 X	IV	79	175
18 X	IV	79	138

В начале созревания существенные различия в ИД целых семян, семян без кожуры и изолированных зародышей обнаружены не были (рис. 3). Отсутствие различий в ИД семян и изолированных зародышей в течение III фазы, вероятнее всего, является следствием того, что покровы в это время представляют собой сильно оводненные живые ткани и сами дышат достаточно интенсивно. Задерживающее действие покровов в газообмене зародыша проявляется вполне отчетливо только в начале IV фазы созревания (начало сентября). В дальнейшем, по мере обезвоживания, различия в ИД интактных семян и зародышей опять исчезают.

Не вполне ясно, как можно установить долю участия покровов у незрелых семян в регистрируемом в опыте количестве поглощенного O_2. Однако нам представляется весьма вероятным, что живые покровы таких семян, так же как и эпидермальный слой самого зародыша, являются более мощным барьером для нормального газообмена, чем у зрелых семян. Поэтому причину развития в зародышах состояния покоя следует продолжать искать в наличии такого барьера.

ТАБЛИЦА 2

ДК семян яблони в процессе созревания

Дата сбора	Фаза	Неповрежденные семена	Семена без кожуры	Изолированные зародыши
9 VII	II	1.0	—	—
23 VII	III	1.1	—	—
6 VIII	III	1.2	1.4	1.8
20 VIII	III	1.3	1.5	1.9
3 IX	III	1.4	1.5	1.6
7 X	IV	1.2	1.5	1.4
27 X	IV	1.0	0.6	1.0

Неожиданные результаты дали также и определения дыхательного коэффициента. Приведенные в табл. 2 данные второго года наблюдений показывают, что ДК семян во II фазе созревания близок к единице. В дальнейшем он возрастает, особенно сильно у изолированных зародышей, достигая 1.9, а на протяжении IV фазы вновь снижается. То обстоятельство, что, начиная с этой фазы, происходит усиление процесса отложения жиров и белков, связанное с высвобождением O_2, не может объяснить изменений величины ДК. Приходится признать, что предположение о существенной роли газообмена в возникновении состояния покоя в процессе созревания семян еще не доказано и нуждается в дальнейшем изучении.

ЛИТЕРАТУРА

Калинин Ф. Л. (1959). Эмбриональное развитие растений. — Коренев Г. В. (1961). О фазах спелости зерновых. Селекция и семеноводство, 3. — Николаева М. Г., Е. Н. Полякова, А. И. Ляшук, С. Ф. Ляшук, Н. Воробьева. (1972). Физиологически активные вещества клена татарского в процессе формирования семян и вступления их в состояние покоя. В сб.: Иммунитет и покой растений. — Семихатова О. А., М. В. Чулановская. (1965). Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. — Таран И. О. (1953). О периоде покоя у семян подсолнечника. Селекция и семеноводство, 5. — Таран И. О. (1956). Способность к прорастанию у семян подсолнечника в зависимости от степени их зрелости. Бот. ж., 41, 11.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ботанический сад АН ЛатвССР,
Саласпилс.

Получено 20 XI 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.7(438)

Protection of Man's Natural Environment. A collective work initiated and planned by Władyslaw Szafer prepared for publication by the editorial committee headed by Włodzimierz Michajłow. PWN, Warszawa, 1973 : 1—663. (**Защита природной среды человека.** Коллективная работа, задуманная и спланированная В. Шафером, подготовленная к публикации редколлегией, возглавляемой В. Михайловым, 1973)

L. A. KUZNETZOW. (A REVIEW)

Польша заслуженно пользуется популярностью как страна высокой природоохранительной культуры и совершенной организации охраны природы. Это получило хорошее отражение в многочисленных книгах и журналах как строго научного, так и популярного уровня. Продолжая эти традиции, коллектив известных деятелей охраны природы Польши подготовил и издал солидный рецензируемый сборник.

Первая часть книги открывается большим историческим очерком крупнейшего польского ботаника и деятеля в области охраны природы, инициатора ее создания В. Шафера, скончавшегося несколько лет назад. Дан подробный анализ истории охраны природы в Польше и написаны краткие очерки по охране природы в более чем 25 странах мира, рассматривается деятельность многих международных организаций, в первую очередь Международного союза охраны природы и природных ресурсов. Однако охрана природы в XX в. это не только система мероприятий, но и наука. В. Михайлов (W. Michajłow), председатель комитета «Человек и среда» при Президиуме Польской академии наук, обосновывает это важнейшее положение, выдвинутое впервые еще в конце 20-х годов. Автор показывает социальное и экономическое значение науки созологии,[1] ее научную специфику и взаимоотношение с науками о природе, выделяя при этом экологию и биоценологию. С. Лещицкий (S. Leszczycki) подчеркивает необходимость различать понятия природной среды, создаваемой естественными факторами, и географической среды, остающейся также естественной, но измененной деятельностью человека. Автор увязывает вопросы охраны среды с экономико-географическими проблемами. Экономическую обоснованность охраны природы и природных ресурсов подчеркивает и В. Гётель. Правовые и организационные основы охраны окружающей среды в Польше и других странах — предмет обсуждения В. Бжежинского (W. Brzeżiński) и Ю. Филипека (J. Filipek). В книге значительное внимание уделено педагогическим проблемам охраны окружающей среды применительно к начальной, средней и высшей школе (С. Мычковский — S. Myczkowski, В. Михайлов и др.). А. Медвецка-Корнась (A. Medwecka-Kornaś) сжато разбирает понятие биосферы и основное содержание концепции экосистемы как научной основы охраны сухопутных и водных экосистем.

Этим общим вступлением открывается вторая часть, посвященная охране ресурсов живой и неживой природы и занимающая более четверти всей книги. Представляется необходимым остановиться на ботанических статьях.

А. Квятковская (A. Kwiatkowska) приводит интересные факты, свидетельствующие о необходимости видовой охраны растений. Под угрозой исчезновения находится ливанский кедр *Cedrus libanotica* (сохранилось не более 400 деревьев), бальзовое дерево *Ochroma lagopus*, квебрахо *Schinopsis lorentzii* и т. д. Интенсивная эксплуатация естественных насаждений растений, образующих латекс, привела к тому, что в настоящее время они дают только 0.1% общей мировой добычи (остальная часть приходится на плантации каучуконосов). Автор подробно рассказывает о видах растений, охраняемых в Польше. Среди них *Matteuccia struthiopteris*, *Stipa joannis*, *Leontopodium alpinum*, *Trapa natans*, *Eryngium maritimum*, *Trollius europaeus*, *Platanthera bifolia* и др. Всего в Польше 15% видов сосудистых растений являются редкими, а около 45% имеют пределы их географического распространения.

Е. Джевольский (J. Dziewolski), указывая, что на леса приходится 34% площади земного шара, занятой наземным растительным покровом, отмечает их важнейшую

[1] Термин «созология», образованный от греческого sozo — защищать, сохранять принадлежит польскому геологу Валерию Гётелю (W. Goetel).

роль как компонента природной среды. Автор кратко характеризует леса земного шара в рамках трех «крупных лесных формаций» (?): хвойных вечнозеленых, широколиственных вечнозеленых и широколиственных листопадных лесов. Наиболее детально им рассматривается воздействие антропогенного фактора на изменение лесного покрова. Он пытается выделить три периода в истории лесов в связи с экономическим развитием человеческого общества: период преобладания лесов над сельскохозяйственными землями; период равновесия между ними; период интенсивного уничтожения лесов в связи с развитием сельского хозяйства, индустриализацией и урбанизацией. В статье приводятся примеры, свидетельствующие о том, что уже в XII в. во Франции, Германии и других странах предпринимались попытки остановить усиливающееся опустошение лесов. Более подробно проблема охраны лесов рассматривается на примере Польши, где велика роль национальных парков и резерватов [2] как современных средств охраны лесов. Несмотря на то что общая площадь национальных парков Польши 94 800 га и лесных резерватов — 12 182 га, автор отмечает необходимость их дальнейшего развития. В самом деле, средний размер резерватов в Польше только 15 га (в Швейцарии — 112 га, в Англии — 243 га, в ФРГ — 290 га); они занимают лишь 0.53% территории страны (в Англии — 0.6%, в ФРГ — 1.0%, в Голландии — 3.5%, в Швеции — 5.2%). В статье приводятся некоторые данные по общей и региональной продукции древесины и высказываются соображения по улучшению использования и охраны лесов.

Статья З. Денисюка (Z. Denisiuk) содержит материал по охране травянистых сообществ и торфяных болот. Подчеркивая важность этих сообществ в жизни Земли, автор отмечает, что они занимают почти $^2/_5$ поверхности суши. Он останавливается на их региональном распределении и типологии, выделяя в качестве зональных сообществ тундры, степи, саванны и переходных — лесотундру, лесостепь, луговую или парковую степь. В качестве важнейшего азонального типа рассматриваются луга. Автор фиксирует свое внимание на лугах и болотах, поскольку они наиболее распространены в Польше. Он указывает на различные формы и последствия хозяйственного использования этих сообществ. В статье подчеркивается, что вопросам сохранения травянистых сообществ повсюду не уделяется заслуженного внимания. Так, например, в Польше существуют только 32 болотных и луговых резервата (1526 га) и 20 резерватов ксеротермической растительности. Денисюк намечает четыре пути сохранения травянистых сообществ: охрана редких видов, охрана сообществ в национальных парках, охрана сообществ в резерватах и сохранение избранных сообществ в неизменном виде.

Я. и М. Гавловские (J. Gawłowska, M. Gawłowska) освещают проблему охраны лекарственных и частично технических растений. Указывается, что в Польше интенсивно используют 70 видов травянистых растений и многие виды — незначительно, причем собирают разные органы растений. Авторы иллюстрируют масштабы заготовок на ряде примеров (в частности на *Convallaria majalis*) и подчеркивают возможности и необходимость культивирования многих видов. Опыт последнего есть и в Польше и за рубежом (СССР, Болгария и др.).

Выделено несколько групп растений, различающихся по формам охраны.

I. Растения, охраняемые как виды. В природных местообитаниях сбор запрещен. При необходимости культивируются или импортируются. Таковы *Adonis vernalis*, *Arnica montana*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Aconitum callybotryon*, *Gentiana punctata*, *Drosera rotundifolia*.

II. Виды, находящиеся под частичной защитой. Районы и размер их заготовок определяются природоохранительными органами. Среди этой группы *Lobaria pulmonaria*, *Cetraria islandica*, *Polypodium vulgare*, *Nymphaea alba*, *Ribes nigrum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Atropa belladonna*, *Asperula odorata*, *Colchicum autumnale*, *Convallaria majalis* и др.

III. Виды, находящиеся в состоянии истощения ресурсов (*Viscum album*, *Hypericum perforatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Asarum europaeum*, *Chelidonium majus*, *Frangula alnus*).

IV. Деревья и кустарники, служащие источником сырья (кора, плоды и др.) и используемые в специально устанавливаемых размерах.

Множество интересных данных читатель находит в статье С. Бялобока (S. Białobok) «Источники опасности и защита растений в непосредственном окружении человека». Исходя из того, что город ныне становится важнейшим биотопом человека, автор показывает роль зеленых насаждений в процессах метаболизма в этом биотопе. Он рассматривает отрицательные воздействия на растения запыленности воздуха, двуокиси серы, озона, этилена, двуокиси азота и т. д., приводя при этом симптомы внешнего и внутреннего поражения вегетативных и генеративных органов. Даны практические рекомендации по использованию некоторых видов деревьев в зеленом строительстве.

В разбираемом разделе с интересом читаются статьи об охране животного мира Б. Ференца (B. Ferens) и об охране неживой природы З. Александрович (Z. Alexandrowicz).

Часть третья посвящена охране природы как основе экономической деятельности человека. В ней рассматриваются проблемы экономических и технологических основ

[2] Понятие «резерват» близко к существующему у нас понятию «заказник», однако полностью не тождественно ему. Резерваты в Польше невелики по размеру, их охрану осуществляет землепользователь. Продолжительность их существования не ограничивается каким-либо сроком.

охраны природы, рекультивации постиндустриальных территорий, биологических методов борьбы с вредителями растений и т. п.

Часть четвертая по своему содержанию логически примыкает ко второй части монографии. Здесь рассматриваются вопросы защиты воздуха, воды и почвы.

Часть пятая носит название «Защита природной среды человека как условие восстановления его жизненных сил». Этот раздел очень интересен и весьма важен с чисто практической точки зрения. Его теоретической основой является статья С. Смольского (S. Smolski), посвященная охране ландшафтов.

Автор дифференцирует формы и методы охраны различных ландшафтов и отмечает необходимость подразделения их на три группы: естественные, культурные, антропогенные.

Другие статьи освещают влияние природной среды на здоровье человека, роль туризма и вопросы сохранения природной среды, значение рекреации как формы адаптации к природной среде.

Часть шестая — «Национальные парки, природные резерваты, природные реликвии и памятники». Раздел открывается общим обзором истории возникновения и современного состояния национальных парков и природных резерватов, принадлежащим перу Л. Леньковой (L. Leńkowa). Особая статья Я. и М. Гавловских рассказывает об 11 национальных парках Польши и природных резерватах. Последние имеют площадь от 1 до 500 га и на 1 января 1972 г. их насчитывалось 583. Много в Польше памятников живой природы — около 1280 групп деревьев, 120 аллей. Авторы специально останавливаются на научных исследованиях, проводимых в национальных парках и резерватах, начатых еще в начале XIX в. Эти исследования проводятся многими научными учреждениями и достаточно интенсивны. Например, только на материалах Беловежской пущи за последние 20 лет появилось 1300 публикаций. Завершается раздел статьей о 47 резерватах и 475 памятниках неживой природы. Авторы ее З. Александрович и М. Држаль (M. Drzał).

Таков краткий обзор рецензируемой монографии. Книга, вне всякого сомнения, удалась. Она подытоживает важнейшие природоохранительные сведения по многим разделам этой отрасли науки и практической деятельности. И тем досаднее явная рыхлость структуры и значительная неравнозначность частей. В одних разделах авторы рассматривают проблему в глобальном масштабе, в других — незначительные частности. В отдельных случаях авторы бесстрастно излагают фактический материал, не пытаясь занять четкую позицию по тем или иным существенным вопросам. Так получилось, например, с истолкованием понятий национальный парк — заповедник — природный резерват — памятник природы—природная реликвия. Следует сделать еще одно замечание: приводимые данные об охране природы в СССР кажутся довольно случайными.

Сделанные замечания, однако, не умаляют значимости в целом интересного и полезного труда.

Книга иллюстрирована многочисленными фотографиями, картами и схемами, представляющими собой логическое продолжение текста. Облегчает использование обширного труда справочный аппарат — именной указатель, указатели названий растений и животных. Весьма хорошо полиграфическое исполнение книги.

Авторы многократно подчеркивают важность международного сотрудничества в охране природной среды. Следует сказать, что изданием «Protection of Man's Natural Environment» они сами внесли существенный вклад в развитие этого сотрудничества.

Л. А. Кузнецов.

Ленинградский государственный педагогический институт им. Герцена.

Получено 28 IV 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 51 (253) 911.5

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ПРИМЕНЕНИЯ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ И ЭВМ В ЛЕСНОЙ ТИПОЛОГИИ (РИГА, 4—6 февраля 1975 г.)

S. A. DYRENKOV. THE WORKING CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF USING MATHEMATICAL METHODS AND E. C. M. IN FOREST TYPOLOGY (RIGA, FEBRUARY 4—6, 1975)

В соответствии с решением Второго Всесоюзного лесотипологического совещания (Красноярск, 1973 г.) Научный совет по проблемам леса АН СССР подготовил и провел рабочее совещание по вопросам применения математических методов и ЭВМ в лесной типологии.[1] Непосредственным организатором встречи более 20 ведущих лесотипологов страны, представлявших научные учреждения Владивостока, Иркутска, Каунаса, Красноярска, Ленинграда, Минска, Москвы, Новосибирска, Риги, Свердловска, Тарту и Харькова, был Латвийский научно-исследовательский институт лесохозяйственных проблем. В Риге в течение трех дней проходил активный и непринужденный обмен мнениями и состоялось обсуждение идей и предложений, содержавшихся во вступительном слове члена-корреспондента АН СССР Б. П. Колесникова и коллективном докладе К. К. Буша, Х. К. Буша (Рига) и С. А. Дыренкова (Ленинград). Доклад явился ответом на поручение, данное авторам Вторым Всесоюзным лесотипологическим совещанием (п. 3 его Постановления). Он содержал изложение принципов, характеризующих системный подход к классификации и изучению лесных биогеоценозов; современные требования к методике сбора и обработке материалов, необходимых для построения лесотипологических классификаций; предложения по унификации списков диагностических признаков (параметров) самих биогеоценозов и их внешней среды, необходимых для классификации и ординации типов леса; предложения по применению математических методов и расчетов на ЭВМ. Были показаны примеры обработки материалов для лесотипологической классификации, организована экскурсия на Вычислительный центр АН Латвийской ССР с ЭВМ единой серии ЕС-1020.

Хороший тон дискуссии был задан выступлением министра лесного хозяйства и лесной промышленности Латвийской ССР Л. П. Витола. Говоря о более чем 50-летнем опыте применения лесной типологии в практике лесоустройства и лесного хозяйства Латвии, он подчеркнул: «прочную научную основу для управления лесным хозяйством образует . . . классификация лесных участков с учетом свойств всех их компонентов, а также потенциальных возможностей повышения продуктивности и устойчивости леса. Без преувеличения можно сказать, что **лесная типология образует хребет современного лесного хозяйства**, так как только посредством ее можно внедрить в практику все основные теоретические достижения лесоведения и технико-экономические разработки». Министр отметил, что в ходе постепенного уточнения лесной типологии непрерывно растет роль математических расчетов. Новый толчок в этом направлении дает начатая в последнее время обработка материалов лесоустройства в Латвии в качестве подсистемы АСУ лесным хозяйством. Успешное использование лесной типологии требует насыщения классификационных подразделений количественными данными, проверки взаимосвязи между различными элементами и компонентами типов леса, наложения соответствующих логических и количественных ограничений.

С критическими замечаниями к докладу и своими оригинальными предложениями выступили почти все участники совещания, представлявшие различные регионы и направления советской лесной типологии: Д. В. Воробьев и Б. Ф. Остапенко (Харьков), В. С. Гельтман (Минск), Ю. И. Манько (Владивосток), В. Н. Габеев (Новосибирск), Л. В. Попов (Иркутск), Е. П. Смолоногов (Свердловск), Т. Э.-А. Фрей и Э. Х. Лыхмус (Тарту), И. А. Коротков и К. Джансеитов (Красноярск) и др. Благодаря искусному ведению заседаний Б. П. Колесниковым, остроте постановки вопросов основными докладчиками и общему стремлению к повышению методического уровня работ по лесной типологии удалось придать обсуждению конструктивный характер и значительно приблизить давно желаемую «консолидацию» советских лесотипологов на основе шести разделов цитируемого ниже Постановления.

---

[1] Материалы совещания «Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии» опубликованы («Зинатне», Рига, 1975, с. 1—71).

«I. Лесная типология как синтетический раздел лесоведения является важной составной частью научных основ современного лесного хозяйства. Только опираясь на ее построения, предусматривающие разделение лесных пространств на естественные однородные категории (типы леса, типы лесорастительных условий и т. п.) и их научную классификацию (или ординацию), возможно обеспечить полноценное внедрение в практику лесного хозяйства и других отраслей общественного производства, заинтересованных в использовании многообразных полезностей леса, теоретических достижений лесоведения и лесной биогеоценологии, результатов многих лесоводственных и технико-экономических разработок. С повышением уровня интенсивности лесного хозяйства и углублением знаний о многофункциональном значении лесов для прогресса общества растут требования, предъявляемые к лесной типологии, расширяются диапазон и возможности ее народнохозяйственного и научно-познавательного использования.

II. Исторически сложившиеся, традиционные сравнительно-описательные методы изучения и познания жизни лесов, при одностороннем использовании элементарных приемов дендрометрии, по настоящее время господствующие в лесной типологии, уже исчерпали свои возможности. Любые попытки усовершенствования их способны дать лишь частичный и не принципиальный по позитивному значению эффект. Они не в состоянии сгладить неизбежный субъективизм современных лесотипологических классификаций, устранить устойчиво сохраняющиеся расхождения между региональными лесотипологическими научными школами. Существующие классификации типов леса несовершенны. Они расчленяют, а не разделяют леса на естественные категории, опираются на недостаточно разработанный код признаков и параметров, к тому же частично безразмерных или второстепенных по диагностическому значению.

III. Перевод лесной типологии на более высокую ступень развития немыслим без пополнения используемых ею методов изучения лесов и анализа информации о них, новыми методами и представлениями, способными углубить и объективизировать классификационные построения. Для совершенствования лесотипологических разработок решающее значение имеет теория систем, предусматривающая всестороннее применение математических методов и использование счетно-вычислительной техники (ЭВМ). Математизация — прогрессивный путь ближайшего развития лесной типологии, ее неотложная задача. Только она способна перевести лесную типологию с описательно-констатирующей стадии развития на объяснительно-аналитическую; расширить возможности построения объективных прогнозов о лесах будущего; включить типологическую информацию в общий поток информации о лесах и лесных ресурсах, поступающий и обрабатываемый в автоматических системах плановых расчетов и управления (АСПР и АСУ) лесного хозяйства, активно создаваемых в настоящее время; придать типу леса значение одной из исходных единиц будущего лесного кадастра страны.

IV. Для успешного осуществления лесотипологических исследований на современном уровне и усиления их научно-теоретического и прикладного значения рекомендуется учесть следующие соображения.

1. Элементарным объектом лесной типологии и исходной единицей ее классификационных построений является лесная экосистема среднего ранга, иначе — лесной биогеоценоз или участок леса (понятия, равноценные по степени однородности и классификационному рангу). Их математической абстракцией является понятие «открытая, очень большая кибернетическая система», которое включает множество элементов (измерения признаков компонентов), множество отношений между элементами и множество отношений между элементами и окружающей средой (вышестоящими системами). Следует ясно различать внутренние параметры (элементы состояния) биогеоценоза — участка леса, его внешние параметры и перераспределяющие факторы, влияющие на величины элементов входа и выхода экосистемы (биогеоценоза, участка леса).

2. Степень морфологической однородности и внешнего сходства элементарных биогеоценозов, размерность диагностических признаков, которые обусловливают отнесение их к одноименным низшим таксонам лесотипологических построений (тип лесного биогеоценоза, тип леса, тип лесорастительных условий, тип насаждения, лесная ассоциация и т. п. в номенклатуре разных научных школ), могут быть неодинаковыми в разных регионах и даже у соседних крупных лесных массивов. Помимо субъективизма классификационных подходов лесотипологов разных научных школ, объем низшего таксона зависит от особенностей природных условий, истории лесных массивов, степени нарушенности их антропогенными воздействиями, уровня интенсивности лесного хозяйства, экономических и хозяйственно-производственных условий. Рекомендуется поэтому лесотипологические построения разрабатывать как региональные, оговаривая территориальные границы их использования, ориентируясь на существующие схемы лесорастительного или лесохозяйственного районирования. Необходимо также откровенное и полное изложение лесотипологом принятых им критериев построения региональной классификации.

3. При сборе необходимых данных в процессе описания биогеоценозов следует предпочитать инструментальное измерение значений их внутренних признаков непосредственно в лесу. Глазомерные оценки признаков в баллах желательно заменять измерениями. Непосредственно в лесу измеряются также необходимые значения внешних параметров и перераспределяющих факторов.

4. Список (код) признаков, необходимых для обеспечения корректности описаний биогеоценозов, и точность измерения параметров признаков определяются целевым назначением типологического изучения лесных массивов. Как пример, можно ориентироваться в первом приближении на публикуемые в дискуссионном порядке списки

признаков параметров для типологических описаний лесных биогеоценозов при маршрутных исследованиях и при полевых лесоустроительных работах, составленные К. К. Бушем и С. А. Дыренковым, исходя из опыта лесотипологов ЛатНИИЛП и ЛенНИИЛХ в равнинных лесах Прибалтики, подзонах средней и южной тайги на Северо-Западе РСФСР.

5. Следует ожидать существенных отклонений от этих списков для лесных массивов горных стран, Дальнего Востока, субарктических, субаридных и аридных регионов СССР. Желательно, чтобы лесотипологи разрабатывали проекты региональных перечней (коды) обязательных признаков для описания лесных биогеоценозов при лесотипологических исследованиях в определенных регионах с указанием размерности признаков и ожидаемой (по статистической оценке) точности их определения. При этом очевидна неизбежность отсева части признаков, не имеющих однозначного содержания или вообще не пригодных для математического моделирования, так же как и пополнение перечня новыми признаками.

6. Лесотипологические построения могут создаваться на основе классификации описаний биогеоценозов по их внутренним параметрам (методы анализа сходства) или способом внешнего описания систем (методы ординации). При достаточно высоких уровнях сбора информации и расчетов оба способа выгодно дополняют и корректиру от друг друга.

7. По материалам полевых описаний биогеоценозов проводится предварительный анализ измерений параметров, накладываются необходимые ограничения, составляется окончательный унифицированный список признаков. Исходные данные в строгом порядке наносятся на особые бланки (ФОРТРАН и т. п.) и передаются для дальнейшей обработки на ЭВМ. Переход лесоводов на использование ЭВМ при лесотипологических исследованиях не требует специальной глубокой математической подготовки и не должен вызывать затруднений.

V. 1. При обработке лесотипологических описаний допустимо использовать разные математические методы анализа (многомерной статистики, теории информации и др.), лишь бы они отвечали возможностям лесотиполога и качеству исходного материала, обеспечивали корректность достижения поставленной цели и способствовали объективизации выводов. Следует помнить, что применение математических методов анализа исходных данных не гарантирует лесотиполога от ошибочных и субъективных решений, не избавляет от необходимости критического отношения к выданным ЭВМ выводам. Математические методы — методы вспомогательные, они облегчают творческий труд лесотиполога, сужают границы субъективизма типологических построений, позволяют одновременно и равноправно учесть и объективно оценить обширную и противоречивую информацию, заключенную в лесотипологических описаниях (на ЭВМ ряд ЕС-1020 с памятью 128 кбайт — 100 и больше признаков).

2. При разработке типологических классификаций и их насыщении необходимой информацией целесообразно ориентироваться на применение ЭВМ единой серии (ЕС). Для составления программ рекомендуется пользоваться языком ПЛ/1, имеющим преимущества при обработке больших массивов данных по сравнению с языками «ФОРТРАН» и «АЛГОЛ». Опыт ЛатНИИЛП показывает, что хорошие результаты при выявлении основных классификационных единиц дает компонентный анализ. Первый вариант соответствующего комплекса алгоритмов «КЛАССИФ» принят в Государственном фонде алгоритмов и программ (ГФАП). При решении задач по причислению объектов исследований к наиболее близкому и уже известному типологическому подразделению хорошие результаты дают методы дискриминантного анализа.

VI. Имеющийся опыт использования математических методов и ЭВМ для решения лесотипологических задач свидетельствует об их эффективности в применении к описаниям, характеризующим стадии относительной стабилизации лесных биогеоценозов (коренные и условно коренные биогеоценозы, стадии спелости древостоев). Получаемые при этом данные позволяют, однако, только косвенно судить о поведении сходных биогеоценозов в прошлом и прогнозировать их будущее, они недостаточны для характеристики процессов динамики, построения генетических рядов развития. Рекомендуется сосредоточить внимание лесотипологов на поисках методов математического анализа признаков, пригодных для моделирования процессов динамики лесных биогеоценозов и объединения их в генетические ряды (серии)».

Принятие такого Постановления, причем единодушное, можно считать большим достижением. Это свидетельствует о повороте в мышлении лесотипологов, освоивших суть системного подхода к изучению лесных биогеоценозов или участков леса (экосистем среднего ранга), а также строящихся на их основе биоэкономических систем, обеспечивающих рациональное пользование лесными ресурсами. Постановление привлекает своей целеустремленностью и способно дисциплинировать работу по созданию современных лесотипологических классификаций.

Участники дискуссии обратились к Научному совету по проблемам леса с предложением созвать в ближайшие два года всесоюзное совещание по проблемам лесорастительного и лесохозяйственного районирования и по унификации и стандартизации признаков биогеоценозов — лесных участков — при их описании по крупным лесорастительным регионам.

Эти необходимые мероприятия могли бы способствовать созданию всесоюзной сводки типов леса, выделенных на региональной основе, и подготовить почву для разработки лесного кадастра страны.

С. А. Дыренков.

Ленинградский НИИ лесного хозяйства.
Получено 23 VI 1975.

УДК 002.701.31 : 006.3 : 502.7 : 581.52.4 (571.6)

II СЕССИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО РЕГИОНАЛЬНОГО НАУЧНОГО СОВЕТА ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ОХРАНЫ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА» (Владивосток, 12—14 марта 1975 г.)

S. S. KHARKEVICH, N. N. KACHURA. THE II SESSION OF THE FAR EASTERN REGIONAL SCIENTIFIC COUNCIL FOR THE PROBLEM «BIOLOGICAL GROUNDS OF RATIONAL USAGE, PROTECTION AND TRANSFORMATION OF THE WORLD OF PLANTS» (VLADIVOSTOK, MARCH 12—14, 1975).

В марте 1975 г. на базе Биолого-почвенного института (БПИ) Дальневосточного научного центра АН СССР состоялась II сессия Дальневосточного регионального научного совета по разрабатываемой теперь Академией наук СССР проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира». В ее работе приняло участие более 80 человек, представлявших ботанические коллективы двадцати научно-исследовательских учреждений, вузов, заповедников, опытных станций. Было проведено 4 заседания, на которых заслушано 24 доклада.

На первом заседании широкое обсуждение вызвал доклад **С. С. Харкевича** (БПИ) об участии ботаников региона в изучении дальневосточного участка трассы БАМ. Намечена комплексная работа ботаников БПИ, Хабаровского комплексного научно-исследовательского института (ХабКНИИ), Ботанического сада ДВНЦ, Благовещенского пединститута и других учреждений. Для координации этих исследований создана комиссия.

Со сводным отчетом о результатах исследований, проведенных в регионе в 1974 г., выступила **Н. Н. Качура** (БПИ). В ее докладе дана краткая характеристика работы по 24 темам, в том числе по шести законченным в 1974 г. О большом объеме проводимых работ свидетельствует печатная продукция: за год издано 5 монографий, 3 сборника и более 120 научных статей общим объемом около 178 печатных листов; сданы в печать монография, 5 сборников и более 90 статей общим объемом свыше 135 печатных листов. Успешно ведутся исследования по двум хоздоговорным темам. Отмечена большая работа ботаников по пропаганде знаний в области охраны природы. Были заслушаны также сводный план научно-исследовательской работы в регионе на 1975 год (**Л. Н. Егорова**, БПИ) и перспективный план исследований на 1976—1980 гг. (**Н. Н. Качура**, БПИ). План подготовки докторов и кандидатов наук по ботанике был освещен в докладе **С. С. Харкевича**. Отмечена реальность увеличения в регионе к 1980 г. за счет качественного роста кадров числа докторов наук в 3 раза, кандидатов наук — в 1.5 раза.

Второе заседание было посвящено отчетам по законченным темам. В докладе **М. М. Назаровой** (БПИ) о микофлоре лесных и сельскохозяйственных фитоценозов и влиянии некоторых ее компонентов на развитие растений была показана степень поражения паразитными грибами плодово-ягодных культур. Многие виды грибов приурочены к определенному виду плодовых культур и распространены только в определенной зоне. Выявлено свыше 400 видов грибов в южной части Магаданской области. В южной части советского Дальнего Востока выявлено более 200 видов почвенных грибов, многие из которых поражают корни растений. Основная роль в системе мероприятий по борьбе с возбудителями грибных болезней растений отводится профилактике.

Своеобразной флоре о. Кунашир был посвящен доклад **Л. М. Алексеевой** (Сахалинский комплексный научно-исследовательский институт — СахКНИИ). На острове зарегистрированы 918 видов сосудистых растений, относящихся к 373 родам и 107 семействам. Выявлено значительное число видов растений, встречающихся в СССР только на о. Кунашир и заслуживающих охраны. Около 80 видов выращивается на опытном участке в Ново-Александровске. Предусматривается изучение восстановления растительности на склонах, обожженных во время извержения вулкана Тятя.

В докладе **С. П. Речан** (БПИ) дан анализ флоры лиственничных лесов Сихотэ-Алиня, освещено распространение различных видов лиственницы и сделана попытка дать эколого-фитоценотическую классификацию лиственничников изученной территории.

Доклад **В. П. Селедца** (Ботанический сад ДВНЦ) был посвящен итогам изучения динамики растительного покрова в связи со всеми видами эрозии. Антропогенный фактор сильно способствует развитию эрозии на советском Дальнем Востоке. Выявлены виды травянистых растений, перспективные для использования в противоэрозионных целях.

В докладе **А. М. Черняевой** (СахКНИИ) были освещены основные итоги флористических и ресурсоведческих исследований Сахалинской области. Значительные флористические исследования проведены на п-ове Шмидта, на о-вах Монерон, Онекотан, а также на Малой Курильской гряде. Изучены структура, продуктивность и распространение крупноразнотравных и крупнозлаковых сообществ. Поставлен вопрос об организации заповедников на п-ове Шмидта, мысе Терпения и на о. Кунашир.

Основные итоги флористических исследований в Магаданской области изложены в докладе **А. Н. Беркутенко** (Институт биологических проблем Севера). Работа проводилась в южной части Магаданской области. Выявлены 964 вида сосудистых растений.

На этом заседании был заслушан также доклад **Т. Г. Буч** (БПИ) о некоторых итогах и перспективах карпологических исследований на советском Дальнем Востоке.

Третье заседание было посвящено охране растительных богатств советского Дальнего Востока. В докладе **А. П. Нечаева** (Хабаровский пединститут) было обращено внимание на необходимость охраны не только отдельных видов, но и образуемых ими фитоценозов, особенно на северном пределе их распространения в Хабаровском крае (*Juglans mandshurica* Maxim., *Maackia amurensis* Rupr. ex Maxim., *Fraxinus mandschurica* Rupr., *Phellodendron amurense* Rupr. и др.). Много сделано для охраны редких видов и фитоценозов с помощью преподавателей школ и учащихся.

И. Ф. Удра (Хабаровский филиал Гидрометцентра СССР) доложил о ряде новых интересных местонахождений редких видов древесных и кустарниковых растений на трассе БАМ в Амурской области и Хабаровском крае и указал на необходимость их охраны.

Растительному миру заповедников были посвящены два доклада. **Н. В. Гриценко** (Благовещенский пединститут) осветила итоги изучения видового состава сосудистых растений Хинганского заповедника. Выявлен ряд новых для Амурской области и региона видов. **И. А. Флягина** (Сихотэ-Алинский заповедник) охарактеризовала верхнюю границу леса заповедника. Определены типы леса и проведен учет естественного возобновления. На верхней границе леса зарегистрировано около 550 видов сосудистых растений.

О биологических основах повышения продуктивности и охраны елово-пихтовых лесов Сахалина доложила **Н. П. Усова** (Южно-Сахалинский пединститут). Разработана классификация и выявлены наиболее производительные типы елово-пихтовых лесов. Намечены пути рационального использования отходов лесных разработок, в первую очередь для кормовых целей, а также для пищевой и медицинской промышленности.

На советском Дальнем Востоке, особенно в бассейне Амура, широко представлен тип болотной растительности. В докладе **Ю. С. Прозорова** (ХабКНИИ) была дана характеристика и проведены классификация и районирование болот Нижне-Амурской низменности. Освещено влияние природных условий на процесс болотообразования и его эволюцию, особенно в связи с воздействием антропогенных факторов. Дана хозяйственная оценка болот, отмечены их агрохимические свойства и указаны пути их использования и охраны. **В. С. Шага** (Уссурийский пединститут) подробно охарактеризовал и дал классификацию лугово-болотной растительности Удыль-Кизинской низменности. Отмечена высокая урожайность этих лугов.

На четвертом заседании были рассмотрены главным образом вопросы рационального использования растительных богатств. Некоторым аспектам складывающегося на советском Дальнем Востоке морского растениеводства был посвящен доклад **Л. Г. Паймеевой** (Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии). Освещены биология и современное состояние запасов *Zostera marina* L. в заливе Петра Великого. В связи с уменьшением запасов зостеры встает вопрос о разработке научно обоснованных норм ее заготовки и охраны.

Э. А. Елумеев (Комсомольский-на-Амуре пединститут) изложил результаты изучения антэкологии *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim. и *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz. Прослежены динамика раскрывания цветков и посещаемость их насекомыми, изучена жизнеспособность пыльцы и рылец.

Т. В. Гурова (Благовещенский с.-х. институт) рассказала о результатах работ по улучшению естественных лугов путем подсева многолетних трав и внесения минеральных удобрений.

Доклад **Г. Д. Дыминой** (Благовещенский пединститут) был посвящен методике определения необходимого числа пробных площадок, их размера и формы для учета урожайности 12 типов лугов в Амурской области. Даны рекомендации по определению числа площадок в зависимости от состава травостоя и характера его распределения.

Г. А. Воробейков (Комсомольский-на-Амуре пединститут) изложил результаты опытов по применению хлорхолинхлорида и некоторых других препаратов для обработки семян с целью борьбы с полеганием растений; это очень важно в условиях южной части советского Дальнего Востока, отличающейся высокой влажностью почвы и воздуха.

В конце каждого заседения проходило активное обсуждение заслушанных докладов. Всего в прениях выступили 25 человек.

Приняты решения, имеющие целью улучшение координации исследований по ботанике в регионе, внедрение полученных результатов в производство, усиление работы по охране растительного мира и подготовке кадров ботаников.

III сессию совета решено сделать выездной, в мае 1976 г. Местом проведения сессии избран Комсомольск-на-Амуре.

После окончания сессии участникам дальневосточного форума ботаников были показаны цветные слайды экспедиций на Командорские острова (Е. Н. Здоровьева), в Зейский заповедник (Э. В. Бойко) и на север Корякского национального округа (С. С. Харкевич и Т. Г. Буч).

Участники сессии одобрили работу бюро Совета за отчетный год и выразили благодарность руководителям Биолого-почвенного института за помощь в подготовке и проведении сессии.

С. С. Харкевич, Н. П. Качура.

Владивосток.

Получено 13 V 1975.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31(470.311)58(208)

МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1973—1974 гг.

I. A. GUBANOV. THE MOSCOW DEPARTMENT OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY DURING THE YEARS 1973—1974

Московское отделение — одно из самых крупных среди областных отделений Всесоюзного ботанического общества. На 1 января 1975 г. оно насчитывало 238 членов. Среди них шесть академиков (А. А. Имшенецкий, А. Л. Курсанов, Т. Д. Лысенко, А. И. Опарин, Н. В. Цицин, М. Х. Чайлахян), два члена-корреспондента АН СССР (А. А. Ничипорович, И. И. Туманов), один академик ВАСХНИЛ (И. Е. Глущенко), 56 докторов наук и профессоров, 149 кандидатов наук.

Работой отделения руководит правление, избранное общим собранием 28 марта 1973 г. Председателем правления МО ВБО в течение последних 8 лет был А. А. Уранов. После его кончины на пост председателя правления избран А. К. Скворцов. Заместители председателя — А. В. Благовещенский и Л. В. Кудряшов, ученые секретари — И. А. Губанов и Н. М. Григорьева, казначей — Р. А. Карписонова. Большое участие в организации работы Московского отделения принимает вице-президент ВБО Т. А. Работнов. Ревизионной комиссией руководит Н. А. Блукет.

Преобладающей формой работы МО ВБО являются научные заседания. Со времени последнего отчетно-выборного собрания (28 III 1973) проведено 4 общих собрания. Они посвящаются, как правило, юбилейным датам и памяти выдающихся ботаников. 21 ноября 1973 г. собрание было посвящено 70-летию А. И. Толмачева. Основной доклад о жизни и деятельности юбиляра сделал **Б. А. Юрцев.** 7 февраля 1974 г. собрание было приурочено к 97-й годовщине со дня рождения Л. И. Курсанова. Заслушан доклад **И. И. Сидоровой** «Микопаразитизм». 21 мая 1974 г. отделение провело собрание, посвященное памяти К. И. Мейера. На нем были сделаны доклады **О. Н. Чистяковой** «О строении гаметофитов хвоща», **Н. Р. Мейер** «Развитие оболочек пыльцевых зерен некоторых голосеменных» и др. 13 ноября 1974 г. состоялось собрание, посвященное памяти А. А. Уранова. Сообщение **Т. А. Работнова** содержало биографические материалы и анализ научного наследия Уранова, а доклад **О. В. Смирновой** «Принципы выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у разных биоморф» касался одной из проблем, над решением которой до конца своей жизни работал Уранов со своими учениками.

Основная деятельность МО ВБО сосредоточена в секциях. В 1973—1974 гг. в составе Отделения регулярно работали 5 секций.

Секция геоботаники (руководители Т. А. Работнов и А. А. Уранов) в настоящее время — наиболее активная в МО ВБО. На ее заседаниях обсуждаются не только фитоценологические проблемы, но и вопросы биогеоценологии, экологии, ботанической географии. За последние два года секция провела 20 заседаний, на которых обсуждено 23 доклада и сообщения, в том числе в 1974 г. — 12 заседаний с 15 докладами.

Наибольший интерес вызвали следующие доклады: **Н. Ф. Михайловой** «Материалы к познанию фитогенного поля ковыля Иоанна в Наурзумском заповеднике» (11 IV 1973); **Т. А. Работнова** «Аллелопатия, современное состояние проблемы» (10 X 1973); **Т. К. Горышиной** «Некоторые итоги комплексных исследований биологической продуктивности и ее факторов в лесостепной дубраве „Лес на Воркске"» (24 X 1973); **А. Р. Матвеева** «Ценопопуляции тимофеевки луговой» (14 XI 1973); **Е. Л. Любарского** «Ценопопуляции как структурный элемент фитоценоза» (28 XI 1973); **Н. А. Прозоровского** «Критический обзор геоботанической карты Чехословакии» (13 II 1974); **О. Л. Лисс** и **Н. А. Березиной** «Генезис и возраст болот центральной части Западно-Сибирской равнины» (27 II 1974); **М. С. Двораковского и Ю. К. Дундина** «Современное состояние естественных лесов и древесных насаждений Юго-Востока» (6 III 1974); **О. С. Гребенщикова** «Растительный мир скал (на примере бескарбонатных скал Северного Кавказа)» (24 IV 1974); **Т. А. Работнова** «Состав ценотических популяций видов растений как отражение их „стратегии жизни"» (9 X 1974); **Б. А. Старостина** «Международные ботанические конгрессы; их история и перспективы» (23 X 1974); **В. С. Порфирьева** «Аспекты классификации хвойно-лиственных лесов» (11 XII 1974).

Секция морфологии и эмбриологии высших растений (руководитель Н. Н. Каден) регулярные заседания проводит с 1973 г. За последние 2 года она провела 9 заседаний на которых обсуждалось 13 докладов и сообщений, в том числе в 1974 г. — 5 заседаний,

с 8 докладами. В качестве примера обсуждаемых на секции докладов назовем следующие: **И. Б. Кедров** «О функциях торуса (на примере древесины хвойных)» (12 XII 1973); **Л. А. Козяр** «Практическое применение палиноморфологических данных» (20 II 1974); **Л. В. Коробова-Семенченко** «Развитие зародыша у *Chrysosplenium alternifolium* L.» (13 III 1974); **И. П. Кочемарова** и **Н. П. Семина** «Изучение срастания колец коры яблони в связи с совместимостью» (3 IV 1974); **Л. А. Козяр** и **Т. Г. Сурова** «Изучение строения пыльцевых зерен некоторых представителей сем. *Bombacaceae* в связи с их систематическим положением» (20 XI 1974).

Секция микологии и фитопатологии (руководитель М. В. Горленко) за 2 года провела 10 научных заседаний с обсуждением 11 докладов, в том числе в 1974 г. — 5 заседаний с 6 докладами. Примеры обсуждаемых докладов: **Е. С. Квашнина** «Систематика грибов рода *Fusarium*» (30 X 1973); **Л. В. Метлицкий** «Фитонциды и фитоалексины» (26 XI 1973); **В. Ф. Пдессис** «К вопросу о расовом составе возбудителя вилта хлопчатника» (4 III 1974); **А. Е. Проценко** «О филогении вирусов» (2 IV 1974); **М. В. Горленко** «К. В. Мурашкинский и развитие микологии и фитопатологии в Сибири. (К 80-летию со дня рождения)» (1 X 1974); **Г. Д. Успенская** «Аскохитоз огурцов в теплицах» (26 XI 1974); **Л. А. Белякова** «Об эволюции грибов» (10 XII 1974).

На секции палинологии (руководитель Е. Д. Заклинская), помимо палинологических проблем, обсуждаются палеоботанические и палеогеографические вопросы. За 2 года проведено 10 заседаний, в том числе в 1974 г. — 6 заседаний с 7 докладами. В качестве примеров приводим следующие доклады: **В. П. Гричук** «Методы установления и корреляции основных этапов в истории флоры и растительности позднего плейстоцена на территории СССР» (25 X 1973); **Р. Е. Гитерман** «Перигляциальная флора и растительность плейстоцена Западной Берингии» (29 XI 1973); **А. И. Веножиинскенэ** «Палинология новокайнозойских отложений южной Прибалтики» (25 IV 1974); **Е. Д. Заклинская** «О подготовке к IV Международной палинологической конференции» (10 X 1974); **Э. М. Зеликсон** «Палеофитоценологическая характеристика *Corylus avellana*» (28 XI 1974); **Л. Д. Никифорова** «Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры Северо-Востока европейской части СССР» (26 XII 1974).

Секция морфофизиологии растений (руководители Ф. М. Куперман и В. Г. Хржановский) создана в конце 1973 г. Она провела 6 заседаний, на каждом из которых обсуждалось по одному докладу, в том числе в 1974 г. 5 заседаний. Были сделаны следующие доклады: **А. В. Строчкова** «Современная концепция побега» (12 XII 1973); **Е. А. Судакова** «Морфогенез представителей рода *Campanula* в условиях культуры» (13 II 1974); **В. Н. Голубев** «Проблема биоморфологии жизненных форм на современном этапе» (6 III 1974); **И. Я. Марьяхина** «Морфогенез в культуре тканей» (15 V 1974); **Е. И. Ржанова** и др. «Ботаника в работе XIX Международного конгресса по садоводству и овощеводству» (27 XI 1974); **И. И. Андреева** «Морфогенез вегетативных органов гладиолуса» (25 XII 1974).

Всего, таким образом, за последние 2 года МО ВБО провело 55 научных секционных заседаний, на которых заслушано 65 докладов, в том числе в 1974 г. — 33 заседания с 41 докладом. Значительно упорядочена организационная сторона проведения научных заседаний: секции заседают в строго определенные дни и часы; места проведения заседаний, как правило, постоянны; извещения о всех предстоящих заседаниях очередного месяца заблаговременно рассылаются всем членам МО ВБО и заинтересованным научным коллективам. По примеру прошлых лет многие заседания проводятся совместно с секцией ботаники (реже с секцией биогеоценологии) Московского общества испытателей природы (МОИП). В среднем на каждом секционном заседании присутствует 25—30 человек, а на общих собраниях — обычно 50—100 человек. Доклады делают не только московские, но и иногородние ученые. Так, в 1973—1974 гг. на заседаниях МО ВБО выступили докладчики из Ленинграда, Ташкента, Симферополя и других городов. Основной контингент слушателей (и докладчиков) составляют ботаники Московского университета, Московского педагогического института, Тимирязевской сельскохозяйственной академии, Геологического института АН СССР. К сожалению, до сих пор не удалось наладить в рамках МО ВБО регулярные научные заседания московских физиологов растений.

Совместно с МОИП Московское отделение ВБО в апреле 1974 г. провело научную конференцию «Экологическая морфология растений», посвященную 60-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова. Конференция собрала большую аудиторию московских и иногородних ботаников. На ней было заслушано и обсуждено более 15 докладов, в том числе членов МО ВБО Ю. Е. Алексеева, Л. Е. Гатцук, И. Л. Крыловой, В. Б. Куваева, Т. М. Покровской, Т. И. Серебряковой, Б. П. Степанова и др. Материалы конференции будут опубликованы в виде сборника (издание осуществляет МОИП). В журнале «Бюллетень МОИП, отдел биологический» публикуются также многие доклады, прочитанные на общих собраниях и секционных заседаниях МО ВБО.

Из других форм деятельности МО ВБО заслуживают упоминания разнообразные мероприятия по подготовке к XII Международному ботаническому конгрессу, в том числе разработка и обеспечение одного из послеконгрессных экскурсионных маршрутов.

Продолжался прием в члены Общества — в 1974 г. МО ВБО приняло в свои ряды 14 человек. Работа по вовлечению ботаников в члены ВБО продолжается, резервы роста Отделения имеются.

И. А. Губанов,
ученый секретарь МО ВБО.

Москва.

Получено 29 IV 1975.

УДК 002.704.31 (476) 58 (202)

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БЕЛОРУССКОГО РЕСПУБЛИКАНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1974 г.

I. D. YURKEVICH, N. F. LOVCHY. THE ACTIVITIES OF BELORUSSIAN REPUBLICAN BOTANICAL SOCIETY DURING 1974

На 1 января 1975 г. в Белорусском республиканском ботаническом обществе (БРБО) насчитывалось 544 члена. Общество объединяет 30 секций, в которых работает 526 членов. Остальные 18 членов общества работают в различных учреждениях или находятся на пенсии.

В 1974 г. состоялось 8 заседаний президиума БРБО. На заседаниях рассматривались следующие вопросы: улучшение пропаганды ботанических знаний; выделение кураторов для оказания помощи секциям; юбилейные чтения, посвященные 250-летию Академии наук СССР; содержание сборника «Ботаника» (вып. XVII) и сборника Института экспериментальной ботаники АН БССР; план мероприятий по подготовке к 25-летию БРБО; отчеты о работе секции флоры и растительности при Институте экспериментальной ботаники, секции растениеводства и фитопатологии при Белорусском научно-исследовательском институте картофелеводства и плодоовощеводства и т. д.

По всем обсуждавшимся вопросам были приняты соответствующие решения. В решении президиума БРБО об улучшении пропаганды ботанических знаний отмечено, что ботаники Белоруссии недостаточно используют различные формы пропаганды. Необходимо больше выступать по радио и телевидению, чаще организовывать ботанические выставки.

Президиум БРБО одобрил работу комиссии по дальнейшему развитию научно-исследовательских работ в Беловежской пуще. Отмечено, что в целях дальнейшего развития научно-исследовательской работы надо организовать в Беловежской пуще Институт биогеоценологии и экологии.

Секция растениеводства и фитопатологии охарактеризована как наиболее активная.

На совместном заседании Президиума БРБО и президиума Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Академии наук БССР обсуждались планы научно-исследовательских работ Института экспериментальной ботаники АН БССР на пятилетие (1976—1980 гг.) и развития биогеоценологических работ в республике.

Совместно с Белорусским лесоустроительным предприятием Всесоюзного объединения «Леспроект» и Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» АН БССР проведено научно-техническое совещание на тему «Применение лесной типологии при лесоустройстве и почвенно-типологическом исследовании Государственного лесного фонда». На совещании рассматривались следующие вопросы: 1) лесные ресурсы СССР и их рациональное использование (И. Д. Юркевич); 2) итоги Второго Всесоюзного совещания по лесной типологии (В. С. Гельтман); 3) использование лесной типологии при лесоустроительных работах и почвенно-типологическом исследовании (А. Г. Штейнбок); 4) требования лесного хозяйства к типологическим и почвенно-картографическим материалам лесоустройства (В. Н. Кисляков); 5) дальнейшие перспективы применения лесорастительного районирования и лесной типологии в БССР (И. Д. Юркевич); 6) составление карты рационального размещения древесных пород и возможная трансформация угодий территории Государственного лесного фонда (И. Н. Соловей); 7) итоги использования типологических материалов лесоустройства при научном картографировании (Д. С. Голод); 8) взаимосвязь почвенных и типологических исследований лесов и дальнейшие задачи (Н. Ф. Ловчий); 9) биологическая продуктивность и круговорот зольных веществ и азота в сосновых лесах Белоруссии (Э. П. Ярошевич). Совещание подвело основные итоги развития лесной типологии и ее применения в практике лесоустройства и лесного хозяйства БССР, одобрило основные формы связи лесотипологической науки и лесоустроительной практики, наметило пути дальнейшего совершенствования этой связи.

В 1974 г. издан XVI выпуск сборника «Ботаника (Исследования)» объемом 14 печатных листов, в котором опубликованы 16 статей и 13 сообщений 43 членов Общества, представляющих 13 секций. Совместно с Институтом экспериментальной ботаники АН БССР издан тематический сборник «Типология и биология естественных и искусственных фитоценозов» объемом 12.5 п. л., а совместно с фундаментальной библиотекой Академии наук БССР — библиографический указатель «Флора и растительность Белоруссии» (за 1973 г.) объемом 6 п. л. Подготовлен и сдан в печать очередной выпуск сборника «Ботаника».

При президиуме БРБО функционировала библиотека Общества. Общий фонд ее в январе 1975 г. составил 1226 экземпляров. В 1974 г. библиотека получала реферативные журналы («Физиология растений», «Ботаника», «Лесоведение и лесоводство», «Биогеография», «Растениеводство») и периодические издания по ботанике («Ботанический журнал», «Лесоводство», «Растительные ресурсы», «Родная природа»).

На заседаниях секций Общества заслушивались и обсуждались доклады и сообщения.

Секция флоры и растительности (Минск, Институт экспериментальной ботаники АН БССР, 62 члена). Состоялось 6 заседаний научного семинара, на которых были заслушаны следующие доклады: «По Уссурийскому краю, Камчатке и Курилам» (В. С. Гельтман); «Рациональное использование земель в связи с мелиорацией» (Л. П. Смоляк); «Дендрология Приморья» (Н. В. Шкутко); «250 лет Академии наук СССР и развитие ботаники» (И. Д. Юркевич); «250 лет Академии наук СССР и развитие пищевой промышленности» (А. С. Вечер); «Теоретические основы и практические вопросы мелиорации и использования земель» (Л. П. Смоляк); «Морфологические показатели растительности в связи с использованием гидравлического сопротивления поймы» (Ю. Н. Соколов); «О работе X Международного конгресса почвоведов» (А. Н. Гаврилова); «О работе Всесоюзного совещания по анатомии растений» (Р. Т. Протасевич).

Члены секции участвовали во всесоюзных и республиканских конференциях и совещаниях, на которых сделали 33 доклада.

В 1974 г. членами секции опубликовано 96 научных работ, в том числе 71 статья, тезисы 22 докладов и 3 монографии. Монографии опубликовали И. Д. Юркевич, Э. П. Ярошевич («Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов»), Л П. Смоляк, В. Г. Реуцкий («Эколого-физиологические основы мелиорации агрофитоценозов») и коллектив авторов («Лекарственные растения и их применение»).

С целью пропаганды ботанических знаний и внедрения научных достижений в практику в министерствах, заповедниках, колхозах, совхозах, лесхозах, школах и техникумах на научных семинарах членами секции прочитано 188 лекций и докладов, состоялось три выступления по радио (И. А. Кауров, Б. И. Якушев, И. Ф. Минько, Ф. И. Ненадович), два — по телевидению (В. С. Гельтман, Р. П. Кузнецова). В республиканских газетах и журналах поместили статьи Н. В. Козловская и В. С. Адерихо.

Секция интродукции и зеленого строительства (Минск, Центральный ботанический сад АН БССР, 39 членов). Состоялось 6 заседаний научного семинара, на которых были заслушаны доклады: «Облепиха Иссыккульской котловины» (Д. К. Шапиро); «Флора Баякан» (Г. В. Пашина); «Достижения мутационной генетики» (В. М. Кудрявцева); «Научно-технический прогресс и охрана биосферы» (К. Д. Чубанов); «Некоторые проблемы охраны Белорусского Полесья» (В. Н. Киселев); «Новое в науке и технике производства витаминов» (Д. К. Шапиро). Члены секции участвовали во всесоюзных и республиканских съездах, конференциях, совещаниях и симпозиумах. Сделано 15 докладов.

Изданы монография «Боярышник» (Е. З. Боборeко), тематический сборник «Интродукция растений и зеленое строительство» (под ред. Н. В. Смольского) и Делектус. В различных союзных и республиканских сборниках опубликовано 67 научных статей.

Два члена секции, П. И. Чуваев и Н. В. Гетко, участвовали в международной выставке Экспо-74 в США. Секция приняла активное участие в организации и проведении весенней и летней городских выставок цветов.

С целью популяризации ботанических знаний и научных достижений членами секции прочитано 214 лекций, по ботаническому саду проведено 270 экскурсий, опубликовано 45 научно-популярных статей, состоялось 22 выступления по радио и телевидению.

Секция физиологии и биохимии растений (Минск, Институт экспериментальной ботаники АН БССР, 17 членов). Состоялось 4 заседания научного семинара, на которых были заслушаны следующие доклады и сообщения: «Культура изолированных тканей лекарственных растений и их применение» (А. И. Воллосович); «Исследование хода формирования основных структурных элементов стебля льна-долгунца под влиянием условий азотного питания» (К. В. Бахнова); «Регуляция ростовых процессов у хлебных злаков с помощью химических реагентов и механизм их действия» (Л. Д. Прусанова). Члены секции участвовали во всесоюзных и республиканских конференциях. Сделано 5 докладов.

В 1974 г. изданы монографии А. С. Вечера и П. Е. Прокопова «Продуктивность и химический состав полевых культур БССР» и А. С. Вечера и Л. А. Юрченко «Производство слабоалкогольных яблочных напитков и вин». В различных изданиях, в том числе в сборниках, опубликовано более 100 статей. С целью пропаганды ботанических знаний прочитано около 60 лекций.

Секция микологии и фитопатологии (Минск, Институт экспериментальной ботаники АН БССР, 13 членов). Заседаний не проводилось. Члены секции участвовали во всесоюзных совещаниях и конференциях, где прочитали 7 докладов.

В республиканских изданиях опубликовано 14 статей, прочитано 28 научно-популярных лекций и докладов. В. И. Нитиевская дала 11 консультаций агрономам госсортоучастков, совхозов и колхозов, а Н. И. Чекалинская консультировала сотрудников Несвижского и Минского госсортоучастков, Коллекционного питомника Марьиногорского техникума, агрономов колхозов и совхозов.

Секция генетики и цитологии (Минск, Институт генетики и цитологии АН БССР, 8 членов). По инициативе секции не проведено ни одного мероприятия. На всесоюзных и республиканских конференциях и совещаниях члены секции сделали 10 докладов.

Секция микробиологии (Минск, Отдел микробиологии АН БССР, 3 члена). На микробиологическом семинаре отдела с докладом «Роль микроэлементов во взаимоотношениях почвенных микроорганизмов и бобовых растений» выступил Н. И. Мильто. На всесоюзных и республиканских совещаниях и конференциях сделано 6 докладов. Для колхозников и школьников прочитано 15 лекций. Члены секции опубликовали 12 научных статей.

Секция болотоведения (Минск, Институт торфа АН БССР, 6 членов). Общесекционных мероприятий не проводилось. Сделаны доклады на Международном симпозиуме по торфу в г. Гданьске (1 доклад) и на ученом совете института (3 доклада). На районных и областных совещаниях прочитано 8 лекций. Опубликовано 18 статей и одна брошюра «Новые пути использования торфа в сельском хозяйстве» (А. В. Тишкович и П. И. Белькевич).

Ботанико-физиологическая секция (Минск, Белорусский государственный университет, 20 членов). Состоялось 4 заседания научного семинара, на которых были заслушаны доклады «Современные методы систематики растений» (Г. И. Зубкевич); «Новое в систематике грибов» (В. К. Горовец); «Новое в структуре хлоропластов» (Г. А. Липская); «Об итогах работы III Всесоюзного биохимического съезда» (Л. В. Кахнович). На семинарах обсуждались работы членов секции, подготовленные к опубликованию.

Члены секции активно участвовали в работе всесоюзных и республиканских научных конференций и совещаний, на которых сделано 19 докладов.

Большая работа проводилась по подготовке ежегодных студенческих научных конференций (15 докладов) и подготовке к республиканскому смотру студенческих научных работ (25 работ).

В различных изданиях опубликовано 46 научных статей и тезисов докладов. Прочитаны 82 научно-популярные лекции. Л. В. Кахнович 2 раза выступала по телевидению на темы «Фотосинтез» и «Синтез белка в растении».

Ботанико-физиологическая секция (Минский педагогический институт, 16 членов). Заседаний научных семинаров не проводилось. На конференциях и совещаниях (всесоюзных, республиканских и областных) прочитано 20 докладов.

Подготовлена к печати монография «Растительность Западного Памира и опыт ее реконструкции» (О. Е. Агаханянц).

За 1974 г. опубликовано 18 научных статей, прочитано 18 лекций, осуществлялось руководство научной работой студентов, а также проводилась подготовка студенческих работ на республиканский смотр (8 работ). Члены секции А. М. Шевцова и Е. И. Годес руководят студенческим научным кружком «Поиск».

Секция лесной растительности (Минск, Белорусский технологический институт, 35 членов). Заседаний научного семинара не проводилось. На институтской научно-технической конференции члены секции сделали 23 научных доклада по итогам научно-исследовательских работ за 1973 г. Многие члены секции принимали участие во Всесоюзном совещании по искусственному лесовозобновлению, где сделали 4 доклада.

В межведомственном республиканском сборнике «Лесоведение и лесное хозяйство» опубликована 21 научная статья.

Секция геоботаники (Минск, Белорусский научно-исследовательский институт почвоведения и агрохимии, 13 членов). Заседаний научного семинара не проводилось. Члены секции принимали участие во всесоюзных, республиканских и областных конференциях и совещаниях, на которых прочитали 9 докладов.

Опубликовано 35 научных статей. Члены секции И. А. Юшкевич, А. С. Мееровский, В. И. Якушева и Т. А. Романова являются соавторами коллективной монографии «Почвы Белорусской ССР». Е. В. Баранникова опубликовала брошюру «Система удобрений в колхозе».

На научно-производственных конференциях для специалистов сельского хозяйства в колхозах и совхозах, а также для научных работников, преподавателей высших учебных заведений и студентов прочитано 18 докладов. Основная тематика докладов — пути повышения плодородия и рациональное использование почв и удобрений. Состоялось 4 выступления по радио (А. С. Мееровский, А. П. Утенкова) и одно — по телевидению (А. С. Мееровский), в газете «Могилевская правда» опубликована одна статья (А. Г. Мисник).

Секция луговой растительности (Минск, Белорусский научно-исследовательский институт мелиорации и водного хозяйства, 13 членов). На заседаниях секции научные доклады не обсуждались. На всесоюзных и республиканских конференциях и совещаниях членами секции сделано 6 докладов. В различных изданиях опубликована 21 научная статья.

С целью пропаганды научных знаний и внедрения научных достижений в практику на районных и областных конференциях-семинарах, в колхозах и совхозах прочитано 18 лекций. Разработаны рекомендации по созданию культурных сенокосно-пастбищных угодий в Брагинском районе Гомельской области (Н. Ф. Башлаков) и по созданию культурных пастбищ и семеноводству луговых трав для совхозов «Октябрьский» и «Краснослободский» Октябрьского района Гомельской области (Л. Б. Погоржельская, Н. Ф. Башлаков). По вопросам луговодства и возделывания зерновых культур состоялось 8 выступлений по радио (Д. А. Забелло, Л. Б. Погоржельская, Ю. Н. Фомин, И. Э. Леуто, Г. А. Молочко) и два — по телевидению (Е. В. Руденко, Н. В. Синицин); в республиканских областных и районных газетах опубликовано 5 статей (Д. А. Забелло, Е. В. Руденко, Н. В. Синицин, Н. Ф. Башлаков, И. Э. Леуто).

Секция растениеводства и фитопатологии (п. Самохваловичи Минского района, Белорусский научно-исследовательский институт картофелеводства и плодоовощеводства, 37 членов). Проведено 4 заседания бюро секции, на которых обсуждались план работы секции на 1974 г., статьи для сборника «Ботаника» на 1975 г., план конференции «Все ли мы знаем о картофеле?» и годовой отчет о работе бюро секции.

Члены секции активно участвовали в различных конференциях и совещаниях. На конференциях, организованных западным отделением ВАСХНИЛ, с докладами вы-

ступили Н. А. Дорожкин (3 доклада) и З. И. Ремнева (1 доклад); на конференциях молодых ученых сделано 10 докладов, на семинарах работников сельского хозяйства — 23 доклада.

Для различных аудиторий на ботанические темы прочитано 36 лекций по разным вопросам ботаники, дано более 300 консультаций. В мае—августе проводилась выставка инсектицидных (действующих губительно на насекомых) растений с рекомендациями по их применению. Для членов секции и сотрудников института организована лекция кандидата медицинских наук Н. И. Алексейчик «Лечение лекарственными растениями».

Члены секции приняли четыре зарубежные делегации ботаников — Финляндии, Японии, Польши, Чехословакии.

Секция растениеводства (г. Жодино, Белорусский научно-исследовательский институт земледелия, 16 членов). По вопросам повышения урожайности сельскохозяйственных культур на научно-производственных конференциях и семинарах членами секции прочитано 59 лекций, состоялось 2 выступления по радио, 9 выступлений по телевидению, опубликованы 31 научная работа и 4 статьи в газетах.

Ботанико-физиологическая секция (Витебск, ветеринарный, педагогический и медицинский институты, 20 членов). Проведено одно заседание секции, на котором заслушаны доклады «О 250-летии Академии наук СССР» (В. С. Павлов); «Вопросы охраны природы и производственная практика студентов» (Г. З. Бакаева); «О работе секции» (Л. А. Пиотрашко). На научных конференциях и совещаниях члены секции сделали 21 доклад.

Опубликованы 22 научные статьи и одна брошюра «Новые и малораспространенные кормовые растения» (В. С. Павлов).

По Витебской области со студентами и учащимися школ проведено около 50 экскурсий.

Горецкая ботанико-физиологическая секция (г. Горки Могилевской области, Белорусская сельскохозяйственная академия, 21 член). Проведено одно заседание секции, на котором заслушан доклад Д. Р. Новикова «40-летний юбилей Общества охраны природы». На научных конференциях и совещаниях сделано 16 докладов. В 1974 г. опубликованы монография «Овощные культуры» (К. А. Шуин), «Методические указания для выполнения курсовой работы по селекции и семеноводству» (А. М. Богомолов) и 25 научных статей.

Члены секции в различных учреждениях, школах и техникумах, а также на районных конференциях прочитали 16 лекций, состоялось 2 выступления по радио и телевидению (А. М. Богомолов), в газетах опубликовано 10 статей, организованы две районные выставки. На выставке цветов были показаны 44 экспозиции, а на выставке «Полезные растения Горецкого района» экспонировалось 87 растений. Для учащихся школ Могилевской и Витебской областей и студентов проведены 93 экскурсии по ботаническому саду академии (Д. Р. Новиков, Н. С. Рулинская, В. М. Морозова, В. Т. Темницкий). Среди экскурсантов были три группы из стран народной демократии (ГДР, Польша и Чехословакия). Член секции Д. Р. Новиков, являясь председателем ячейки Общества охраны природы при академии, принимал активное участие в обследовании зеленых насаждений Горецкого района. Обследование имело целью предотвращение вырубки деревьев и кустарников в парках и насаждениях паркового типа. Им также проводилась работа по интродукции деревьев и кустарников и внедрению их в зеленое строительство. Благодаря стараниям Новикова ботанический сад академии пополнился в 1974 г. 13 видами хвойных и 9 видами лиственных пород.

Секция лесной растительности (Гомель, Белорусский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, 34 члена). Члены секции участвовали во всесоюзных и республиканских совещаниях и конференциях, где прочитали 18 научных докладов. В. С. Победов участвовал в координационном совещании по удобрениям лесных насаждений (ГДР), В. И. Саутин — в совещании «Дикорастущие ягодники» (ПНР), В. И. Васильева-Фомина — в совещании «Культивирование грибов» (ПНР). На заводах, в школах и лесхозах прочитано 148 лекций, состоялось 5 выступлений по телевидению (З. Г. Валова и В. Е. Волчков). В. К. Поджаров опубликовал монографию «Лесохозяйственное освоение торфяных выработок». Много внимания уделялось внедрению достижений науки в практику. С этой целью членами секции написано 7 методических пособий и рекомендаций.

Гомельская физиолого-ботаническая станция (Гомельский государственный университет, 16 членов). На собраниях секции, проводившихся раз в два месяца, обсуждались доклады ее членов о результатах их исследовательской работы.

Члены секции приняли активное участие в работе научно-методической конференции, посвященной итогам научно-исследовательских и научно-методических работ (16 докладов). А. М. Сапегин выступил с докладом на IV Всесоюзном совещании в Уфе по количественным методам изучения растительного покрова.

Опубликована 31 научная статья. В различных аудиториях города и области прочитаны 22 научно-популярные лекции.

Гродненская ботанико-физиологическая секция (Гродно, сельскохозяйственный и педагогический институты, 9 членов). На заседаниях секции и научной конференции Гродненского сельскохозяйственного института прочитано 19 докладов. Члены секции участвовали в республиканских и межвузовских конференциях, где сделали 5 докладов, а также прочитали 50 научно-популярных лекций. Н. Д. Кузмицкий выступал по радио на тему «О работе XII Международного конгресса луговедов». Секцией проводится шефская помощь школам, аптекам и другим учреждениям города и области

в подборе и оформлении гербариев и других наглядных материалов, а колхозам — в проведении анализов на жизнеспособность конусов нарастания ржи, люпина, овса, пшеницы в связи с весенними заморозками. Колхозу «Дружба» оказана помощь в организации выращивания хлореллы.

При сельскохозяйственном институте работает факультатив по биологии для школьников города, где проводят занятия члены секции.

Лесоводственно-ботаническая секция (пос. Каменюки, Государственное заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуща», 19 членов). На заседаниях секции были заслушаны следующие доклады: «Характеристика климата в районе Беловежской пущи» (В. Н. Толкач, С. Б. Кочановский); «Возрастная структура еловых древостоев Беловежской пущи» (В. Н. Толкач); «Влияние некоторых климатических факторов на прирост сосны и ели в Беловежской пуще» (В. Н. Толкач, В. Н. Дацкевич); «Годичные изменения живого напочвенного покрова под пологом и на вырубках лесов Беловежской пущи» (В. Н. Толкач, О. М. Грушевская); «Морфогенез раннецветущих растений Беловежской пущи» (О. М. Грушевская); «О поездке в Бельгию советской группы специалистов по вопросам охраны окружающей среды для участия в работе Международного симпозиума» (П. К. Михалевич). Были просмотрены и обсуждены научно-популярные кинофильмы «Грибы» и «Беловежский зубр», в создании которых принимали участие члены секции П. К. Михалевич и С. Б. Кочановский.

В сборнике «Беловежская пуща» (вып. 8) опубликовано 6 научных статей. В периодической печати по вопросам охраны природы помещено 12 статей, в Бресте состоялось 2 выступления по радио и телевидению (С. Б. Кочановский и П. К. Михалевич).

Член секции П. К. Михалевич участвовал в Международном симпозиуме по вопросам охраны окружающей среды, состоявшемся в Бельгии, где выступил с сообщением «Беловежская пуща как пример сохранения окружающей среды в БССР».

Брестская ботанико-физиологическая секция (Брест, педагогический институт, 14 членов). На заседаниях секции и научной конференции института заслушано 9 докладов. Опубликовано 5 научных статей. Прочитано 80 научно-популярных лекций.

Пружанская секция растениеводства (г. Пружаны Брестской области, Областная сельскохозяйственная опытная станция, 11 членов). Заседаний секции с обсуждением научных докладов не проводилось. Члены секции были организаторами и участниками многих областных семинаров и конференций, на которых сделали 11 докладов. Опубликованы 16 научных статей и брошюра «Фасоль» (П. М. Минюк). Члены секции прочитали 28 научно-популярных лекций. В периодической местной и республиканской печати опубликовано 14 статей.

Секция болотоведения (пос. Полесский Брестской области, Полесская болотная опытная станция, 14 членов). Заседаний секции с обсуждением научных докладов не проводилось. На республиканской конференции, посвященной проблемам повышения эффективности мелиорации и использования мелиорированных земель Белоруссии, Литвы, Латвии и Эстонии, А. И. Барсуков выступил с докладом «Влияние осушения и сельскохозяйственного использования мелкозалежных торфяных почв на минерализацию органического вещества».

Жорновская секция лесоведения (Жорновская лесная опытная станция Осиповичского района, 5 членов). Членами секции опубликованы 17 научных статей и сборник «Повышение продуктивности елово-грабовых дубрав БССР»; проведена сессия, посвященная 50-летию со дня образования Жорновской ЛОС. С целью внедрения достижений науки в практику и популяризации передового опыта прочитано 30 лекций. На территории дендросада для учащихся школ Осиповичского района проведено 25 экскурсий.

Секция лесной растительности (пос. Крайцы Лепельского района, Березинский государственный заповедник, 3 члена). Опубликованы 2 научные статьи, для населения и лесной охраны прочитана 31 лекция, в районных газетах напечатано 7 статей.

Таковы основные результаты работы Белорусского республиканского ботанического общества в 1974 г. Всего на заседаниях секций, научных семинаров и на научных конференциях учреждений, при которых работают секции, заслушано 176 научных докладов. На всесоюзных и республиканских научных конференциях и совещаниях члены Общества сделали 211 докладов.

Результаты научной работы Общества отражает печатная продукция. За 1974 г. в различных изданиях опубликовано свыше 700 научных статей, изданы 12 монографий и 5 брошюр.

Большая работа проделана по пропаганде ботанических и научных знаний. Прочитано около 1300 лекций, дано свыше 300 консультаций, состоялось 34 выступления по радио и 32 — по телевидению; в периодической печати, местной и республиканской, опубликовано 107 статей, организовано (в основном для школьников и студентов) 436 экскурсий.

Успешно осуществлялась издательская деятельность.

В заключение следует отметить, что на секциях, как и раньше, мало заслушиваются и недостаточно глубоко обсуждаются научные доклады. Особенно это касается секций, работающих при вузах и крупных научно-исследовательских учреждениях (Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Белорусский государственный университет, Белорусский технологический институт, Центральный ботанический сад АН БССР, Белорусская сельскохозяйственная академия, Белорусский научно-исследовательский институт картофелеводства и плодоовощеводства и др.), которые имеют в своем составе высококвалифицированные научные кадры. Этим секциям в первую

очередь следует обратить внимание на разработку более крупных теоретических вопросов.

Нужно поднять на более высокий уровень работу научных семинаров. Нельзя ограничиваться добровольцами и «аварийными» докладчиками, а следует планировать работу семинаров, намечая установочные доклады по важнейшим разделам ботаники.

Следует шире использовать для пропаганды ботанических и научных знаний радио и телевидение, а также такие формы пропаганды, как организация выставок и стендов. Нужно больше издавать научно-популярных брошюр и читать популярные лекции на ботанические темы.

Президент БРБО академик АН БССР *И. Д. Юркевич* и
ученый секретарь БРБО *Н. Ф. Ловчий.*

Белорусское республиканское
ботаническое общество,
Минск.

Получено 28 IV 1975.

УДК (474.5)58(208)

25-ЛЕТИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЛИТОВСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

I. K. DAGYS. THE 25TH ANNIVERSARY OF THE LITHUANIAN BOTANICAL SOCIETY

С 1947 г. наиболее активные ботаники Литовской ССР в индивидуальном порядке вступали в члены Всесоюзного ботанического общества. Когда число их достигло 10, Президиум ВБО на своем заседании 10 марта 1950 года решил учредить Литовское отделение общества и утвердил оргкомитет в следующем составе: К. И. Брундза, К. Г. Грибаускас, И. К. Дагис, А. И. Минкявичус и М. П. Наткевичайте. Учредительное собрание состоялось в Вильнюсе, в Институте биологии АН Литовской ССР, 11 апреля 1950 г. К. Г. Грибаускас ознакомил собравшихся с уставом ВБО, целью и задачами Общества, после чего было принято единогласное решение организовать при республиканской Академии наук Литовское отделение ВБО. Членами его стало 11 собравшихся ботаников. Был избран Совет Отделения из пяти человек: председатель К. Г. Грибаускас,[1] заместитель председателя К. И. Брундза, ученый секретарь И. К. Дагис, казначей А. С. Янонис и член А. С. Станцявичус. В первый год существования Отделения состоялись два общих собрания и три заседания Совета. Был составлен пятилетний план деятельности отделения.

10 апреля 1975 г. был отмечен 25-летний юбилей Литовского отделения ВБО. Ему было посвящено общее собрание членов Литовского ботанического общества, проведенное совместно с Микробиологическим обществом. Председатель Литовского ботанического общества сделал обзорный доклад о его деятельности за 25 лет. На собрании присутствовало 60 человек.

В работе Общества выделяются два этапа: 1) от 1950 до конца 1962 г., в течение которого действовало Литовское отделение ВБО; 2) с 1963 г. до настоящего времени, когда Отделение, выросшее до 63 человек, по предложению Президиума ВБО было преобразовано в Литовское ботаническое общество.

Важное значение в деятельности Общества имело проведение общих собраний ее членов. В течение первого этапа проводилось 5—7 собраний в год, а на втором этапе — 9—13. За 25 лет общее число докладов, заслушанных на общих собраниях Общества, составило 450 (в среднем по 18 в год). Число членов Общества на 1 января 1975 года составило 116. Члены ЛБО за первые годы деятельности публиковали ежегодно в среднем по 27 научно-популярных статей в республиканской печати, а в 1974 г. было напечатано около 80 статей.

В докладах, обсуждавшихся на собраниях ЛБО, в основном излагались результаты работ литовских ботаников. Собрания созывались в различных научных учреждениях Литовской ССР: в Институте ботаники АН ЛитССР, в Вильнюсском университете, в Вильнюсском педагогическом институте, в Литовской сельскохозяйственной академии (в Каунасе), в Каунасском и Вильнюсском ботанических садах, два раза в Приморской биологической станции АН ЛитССР (в Юодкранте), один раз в Литовском научно-исследовательском институте лесного хозяйства (Гирёнис).

ЛБО поддерживало постоянную связь с ботаниками братских республик, поэтому часто с научными докладами выступали гости из Минска (Т. Н. Годнев, М. Н. Гончарик), Москвы (С. Мюге, Е. Н. Одинцова, Б. А. Рубин, В. Степанов), Ленинграда (Г. Э. Шульц, Д. И. Сапожников), Риги (А. П. Расиньш), Харькова (С. В. Эфрос) и др.

К нам приезжали с докладами ботаники из ГДР (Г. Боррис, Д. Бернгарт, К. Конрад из Грейфсвальда), ЧССР (М. Дворжак из Праги), США (А. Ланг из Мичиганского университета и Ф. Скуг из Висконсинского университета).

---

[1] После его смерти в 1953 г. председателем был избран И. К. Дагис.

В течение 25 лет ЛБО организовало совместно с другими научными учреждениями республики 11 научных конференций и совещаний по разным вопросам: влияние микроэлементов, фитогормонов и витаминов на рост и урожай растений; исследование флоры Литовской ССР; декоративное садоводство; озеленение городов и поселков; растительные ресурсы республики и др.

32 собрания ЛБО в течение 25 лет были посвящены юбилейным датам виднейших русских (К. А. Тимирязев, И. В. Мичурин, Н. И. Вавилов), литовских (Ю. А. Пабрежа, Ю. Струмил, С. Б. Юндзилл, С. Б. Горский, В. Вилкайтис, К. Г. Грибаускас, Л. Вайлионис) и некоторых иностранных биологов (Г. Мендель, Б. Немец, Г. Габерландт и К. Регель). К. Регель 18 лет (1922—1940) заведовал кафедрой ботаники Каунасского университета, читал лекции по систематике и географии растений, по экологии растений, фитоценологии и фитопатологии; он подготовил к научной работе многих учеников старшего поколения, в настоящее время работающих в Литовской ССР. Регель умер 22 мая 1970 г. в Швейцарии на 80-м году жизни. Его памяти были посвящены 2 собрания ЛБО осенью 1970 г. — одно в Вильнюсе, другое в Каунасском ботаническом саду, которым К. Регель заведовал в течение 17 лет (1923—1940).

В издательской деятельности ЛБО следует отметить составление «Словаря ботанических терминов» (Botanikos terminų žodynas, 1965) специальной Комиссией ботанического словаря из членов ЛБО; консультацию и редакционную помощь при составлении «Библиографии ботаники Литвы 1800—1965» (Lietuvos botanikos bibliografija, 1800—1965) под научной редакцией проф. К. Брундзы (1971); участие в подготовке и издании «Флоры Литовской ССР» (Lietuvos TSR flora), т. I—IV (1959—1971); сотрудничество в переводе на литовский язык «Происхождения видов» Ч. Дарвина (1959) и «Жизни растения» К. А. Тимирязева (1954).

Совместно с институтом Ботаники АН ЛитССР ЛБО опубликовало в издательстве «Mintis» следующие научные труды:

1. Вопросы ботаники (Botanikos klausimai), т. II. (Сборник статей), Вильнюс (1962).
2. Физиологические основы повышения урожайности культурных растений (Kultūriniū augalū derlumo pakėlimo fiziologiniai pagrindai). (Сборник статей), Вильнюс (1964).
3. Растительность лугов и низинных болот Литовской ССР. (Сборник статей), Вильнюс (1967).
4. Jurgis Pabrėža (1771—1849). Вильнюс (1972). Сборник статей, подготовленный к 200-летию со дня рождения пионера литовской ботаники Ю. Пабрежи (см.: Бот. журн., 1964, 49, с. 288—291).
5. А. И. Меркис. Геотропическая реакция растений. Вильнюс (1973).

С 1951 г. Литовское отделение ВБО начало выписывать орган ВБО «Ботанический журнал» и комплектовать труды своих членов. Таким образом, в течение 24 лет образовалась библиотека ЛБО, в настоящее время состоящая из 460 книг, брошюр и оттисков и 196 комплектов журналов. Она находится в Вильнюсском университете, на кафедре физиологии растений и микробиологии.

ЛБО поддерживает тесную связь с другими научными обществами — Литовским биохимическим и Литовским микробиологическим, Обществом охраны природы Литовской ССР и республиканским обществом «Знание». Сотрудничество проявляется в популяризации биологических знаний путем чтения лекций и докладов в городских лекториях и в коллективных поездках в районы для чтения комплексов лекций (что у нас называется научными днями). В помещениях Вильнюсского лектория «Знание» ЛБО организовало несколько выставок полезных растений, сочетавшихся с циклами лекций по тематике выставок.

Большой научный интерес имеют почти ежегодно организуемые ЛБО совместно с Институтом ботаники АН Литовской ССР экскурсии и экспедиции. Всего за 25 лет состоялось 18 экскурсий.

В 1959 г. в Литовском отделении ВБО были организованы 2 секции: 1) физиологии растений, председателем которой в 1959—1964 гг. был И. К. Дагис, а с 1965 г. — А. И. Меркис; 2) флоры и геоботаники, председателем которой со дня учреждения является М. Наткевичайте-Иванаускене.

Секция физиологии растений в период 1959—1974 гг. созвала 66 собраний, на которых заслушано и обсуждено 107 докладов. На заседаниях секции обсуждено 4 докторские и 17 кандидатские диссертации.

Секция флоры и геоботаники в 1959—1974 гг. организовала 40 флористических и ландшафтоведческих экскурсий и участвовала в проведении трех прибалтийских ботанических экспедиций. Секция созвала 8 собраний для обсуждения планов проведения экспедиций и участия в делегатских съездах ВБО и в XII Международном ботаническом конгрессе.

И. К. Дагис, председатель Литовского ботанического общества.

Вильнюсский государственный университет.

Получено 30 IV 1975.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 25 стр. на машинке, а объем сообщений 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала. На машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше; римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв (Б» и «Ш»; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания; в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке. В сноске дается указание, по какому источнику приведены латинские названия.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам; во всех повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте, условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилии и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дисс.».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати резюме. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается реферат, помещенный после заглавия. Размер реферата определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание.

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

Vol. LXI March, 1976 *№ 3*

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

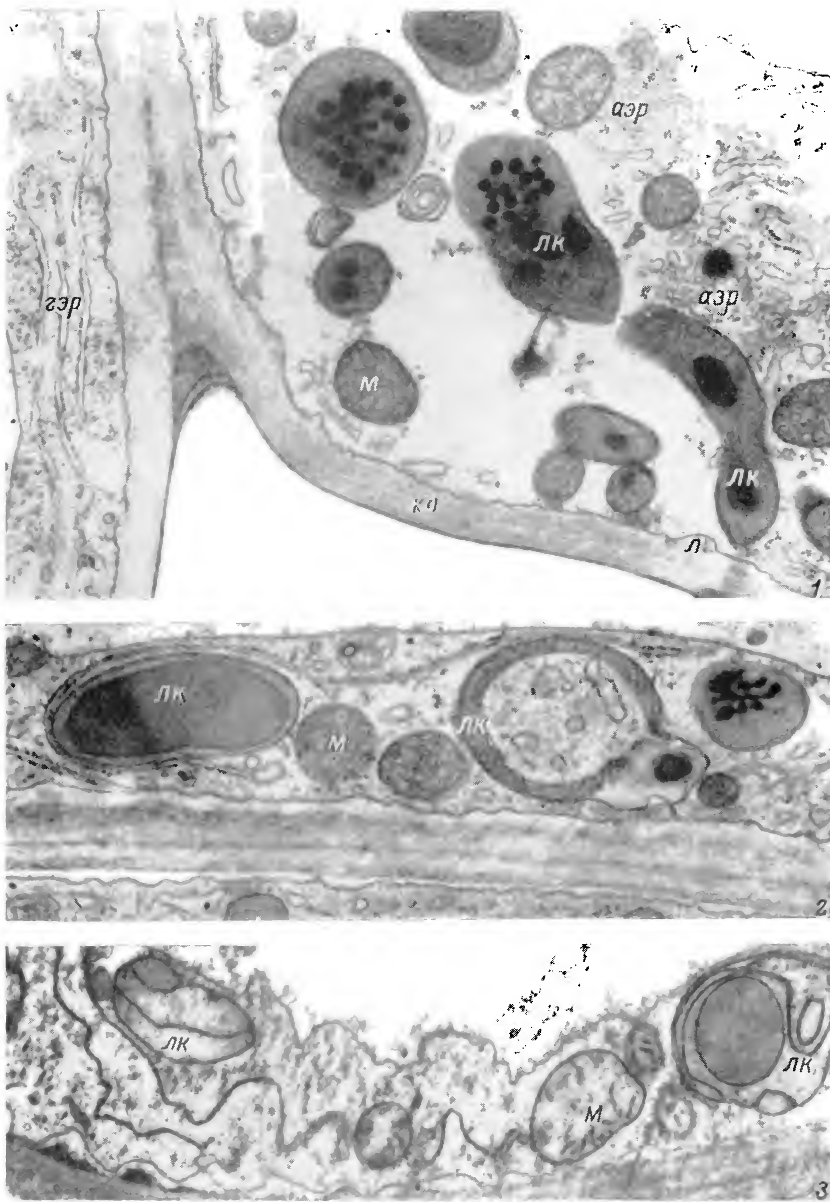


Рис. 1. Фрагменты клеток основной ткани семенных придатков *Scilla mischtschenkoana* на стадии зрелого плода (*1*, *2*) и зеленого плода (*3*), отражающие многообразие лейкопластов. *1*, *2* — глютаральдегид-осмий, *3* — перманганат.

аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *ко* — клеточная оболочка, *л* — ломасома, *лк* — лейкопласты, *м* — митохондрия.

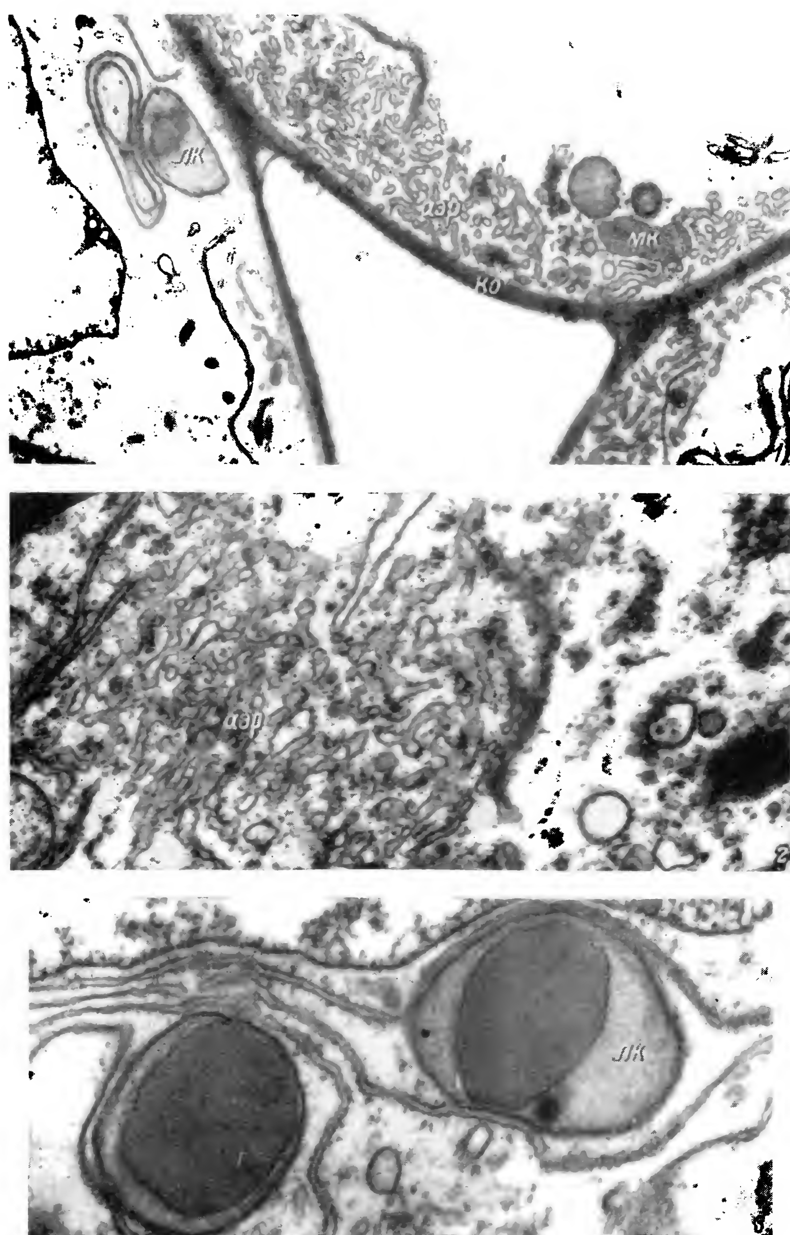


Рис. 2. Фрагменты клеток основной ткани со скоплением элементов агранулярного ретикулума семенных придатков *Scilla sibirica* (*1*), *Chionodoxa gigantea* (*2*), а также семенных придатков *S. sibirica* с ретикулярными обкладками пластид (*3*) (глютаральдегид-осмий).

аэр — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — лейкопласт, *мк* — микротело.

К стр. 334

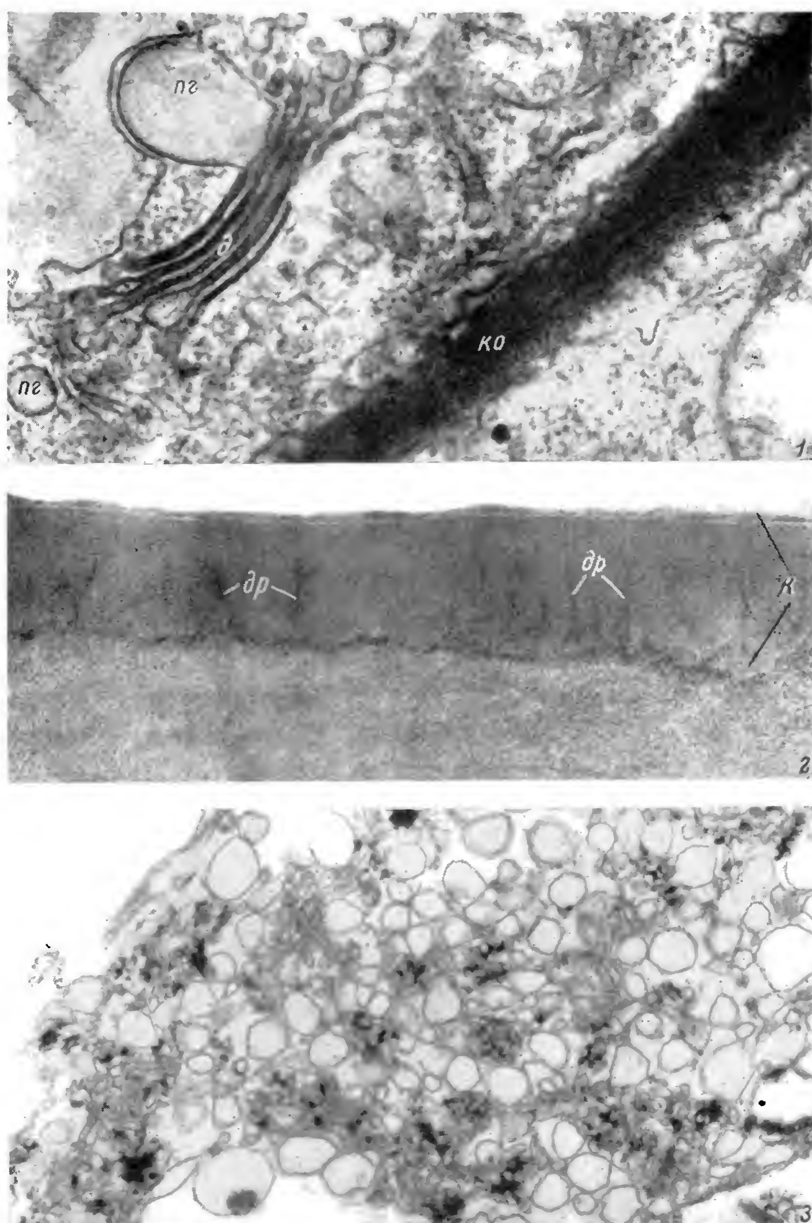


Рис. 3. Фрагменты эпидермальных клеток *Scilla mischtschenkoana* (*1*), виден активный аппарат Гольджи; *S. sibirica* (*2*), заметны дендриты в кутикуле; *Chionodoxa gigantea* (*3*), виден некроз (глютаральдегид-осмий).

д — диктиосома, *др* — дендриты, *к* — кутикула, *ко* — клеточная оболочка, *пг* — пузырьки Гольджи.

К стр. 337

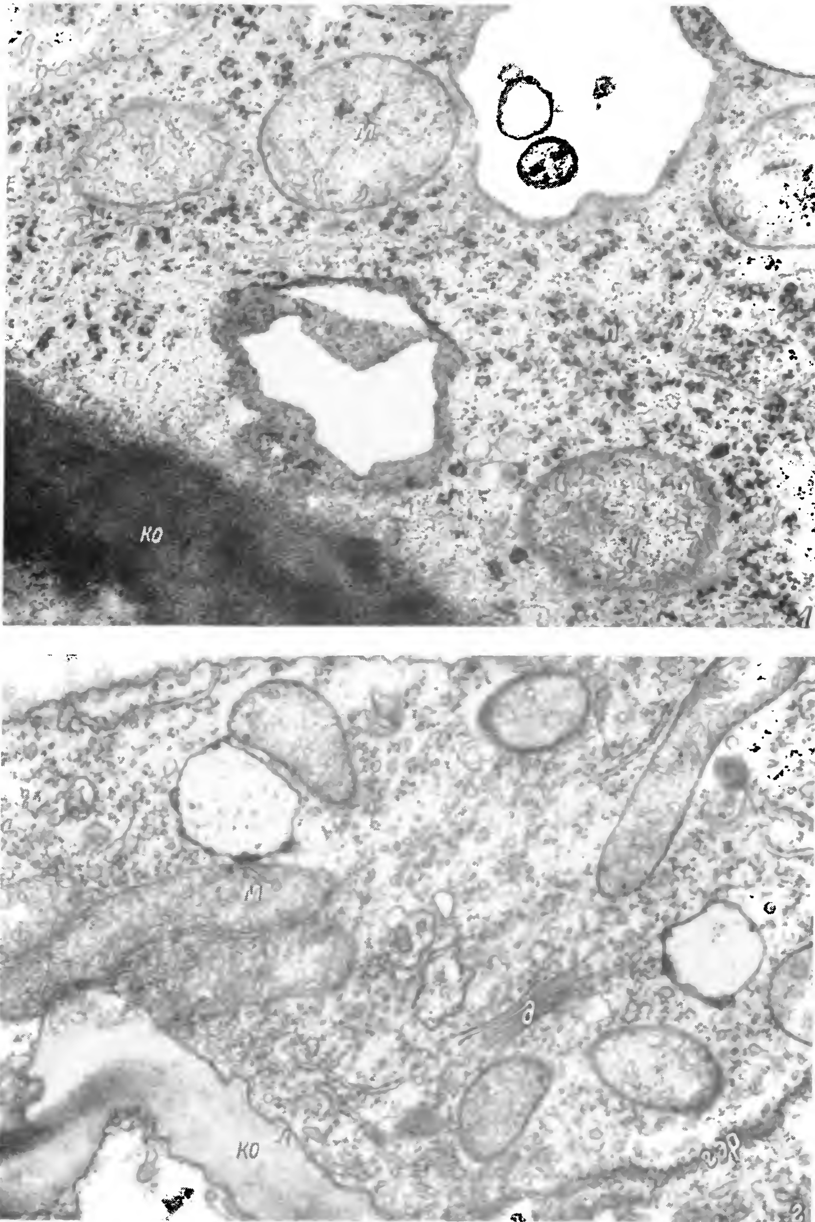


Рис. 4. Фрагменты клеток основной ткани семенных придатков *Scilla mischtschenkoana* (*1*) и *Chionodoxa gigantea* (*2*) на ранних стадиях развития (глютаральдегид-осмий).

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *л* — ломасома, *м* — митохондрия, *п* — полисомы.

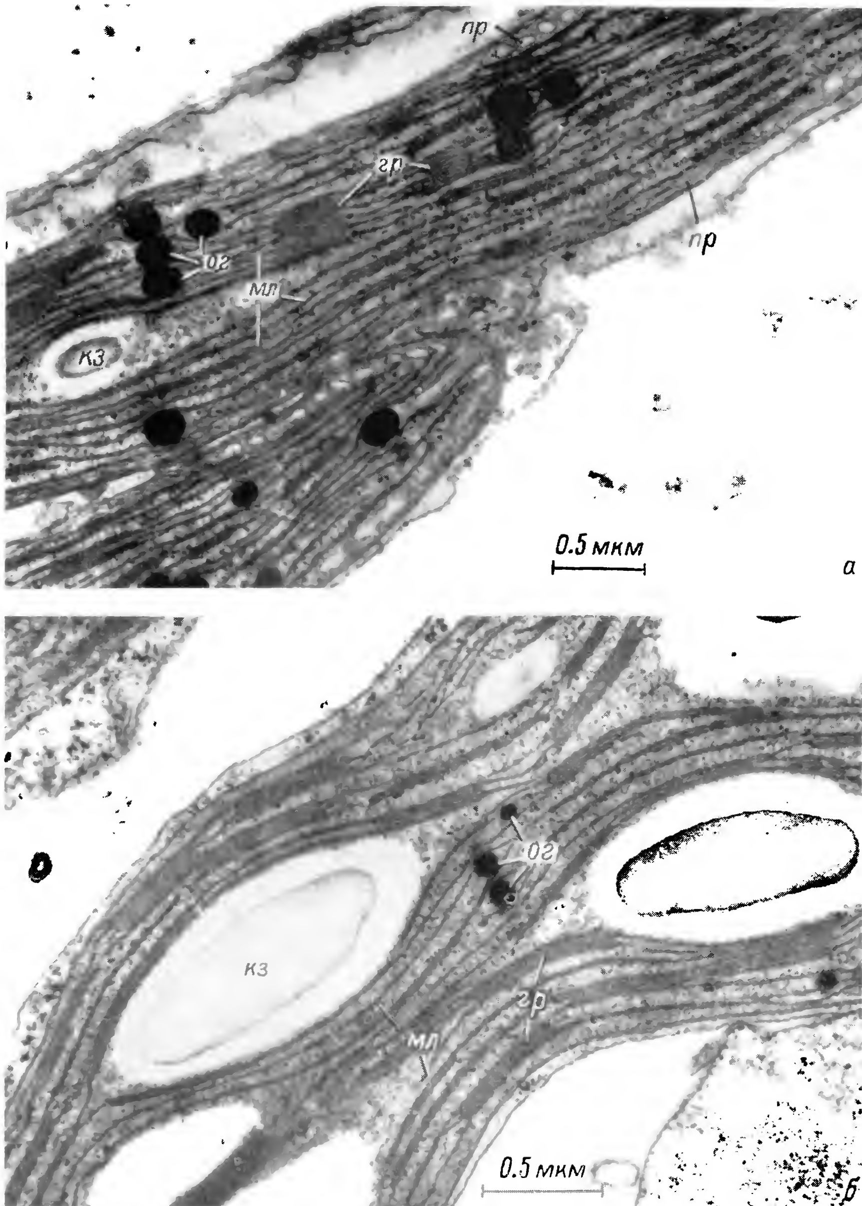


Таблица I.

Atriplex flabellum Bunge.

а — фрагмент хлоропласта из клетки палисадной паренхимы; *б* — фрагмент хлоропласта из клетки обкладки проводящего пучка.

Условные обозначения: *гр* — граны, *мл* — межгранные ламеллы, *пр* — периферический ретикулум, *кз* — крахмальное зерно, *ог* — осмиофильные глобулы.



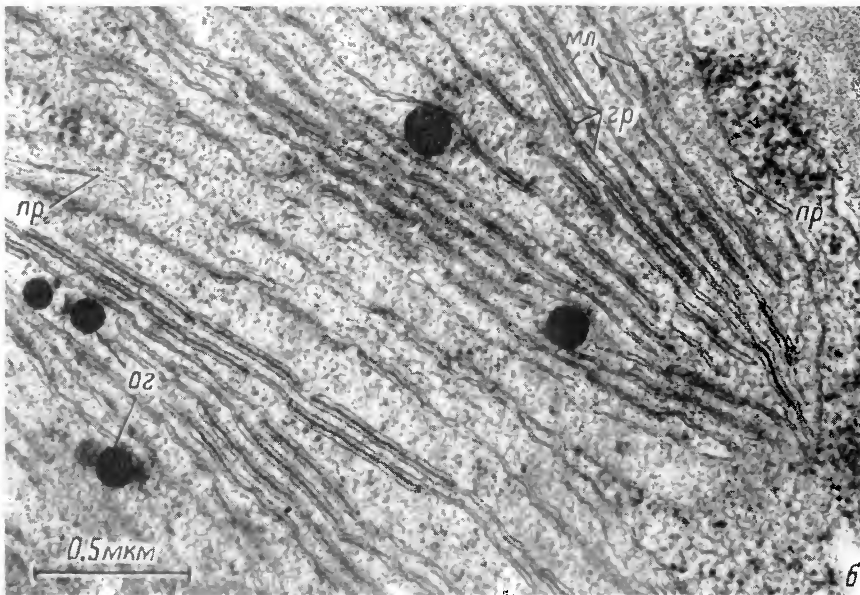
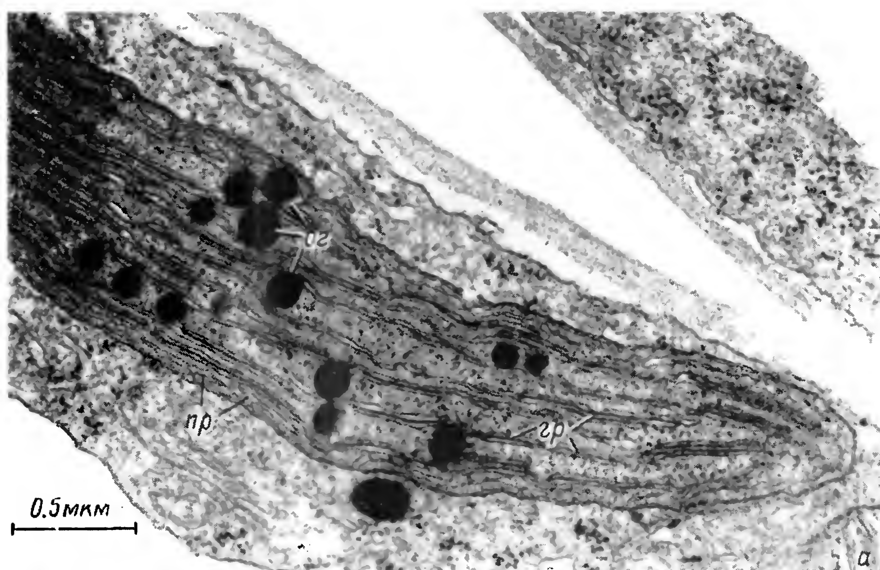


Таблица II.

Haloxylon persicum Bunge.

а — фрагмент хлоропласта из клетки палисадной паренхимы; *б* — фрагмент хлоропласта из клстки обкладки. Условные обозначения те же, что и в табл. 1.

К стр. 348



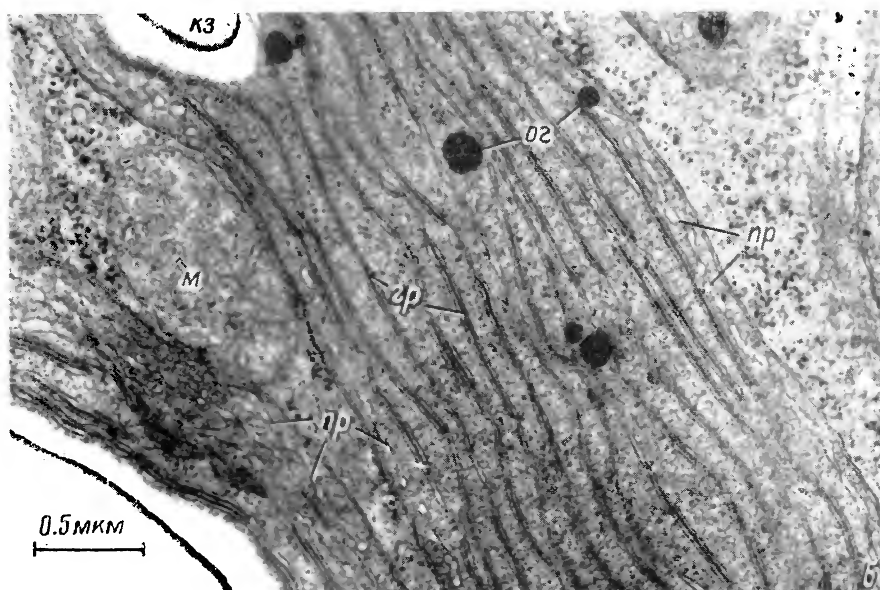


Таблица III.

Aellenia subaphylla (C. A. Mey.) Aellen.

а — фрагмент хлоропласта из клетки палисадной паренхимы; *б* — фрагмент хлоропласта из клетки обкладки. Условные обозначения те же, что и в табл. 1; *м* — митохондрия.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Авиджанова, Л. Б. Жукоборская* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 1/XII 1975 г. Подписано к печати 17/II 1976 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Печ. л. $9^1/_2 + 4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.04. Тип. зак. 802.
М-37053. Тираж 2801.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056